

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LES HABILETÉS D'APPRENTISSAGE INDIVIDUEL SONT LIÉES À
LA PLASTICITÉ COMPORTEMENTALE DANS UN JEU FRÉQUENCE-
DÉPENDANT

MÉMOIRE PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
MARIE BAROU-DAGUES

JUIN 2017

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.07-2011). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

REMERCIEMENTS

En premier lieu, je souhaite remercier toutes les personnes qui ont participé de près ou de loin à ce projet et qui m'ont permis de grandir tant sur le plan personnel que scientifique. Je tiens à remercier mon directeur de recherche, Luc-Alain Giraldeau, pour m'avoir accepté dans son laboratoire, pour m'avoir conseillé et fait part, toujours avec humour, de son expérience et de ses anecdotes et pour avoir rendu nos discussions constructives et agréables. Je remercie également Carolyn Louise Hall pour sa disponibilité, sa gentillesse, pour la pertinence de ces commentaires et pour avoir eu la patience de répondre à toutes mes questions et Baptiste Gonella, mon partenaire de laboratoire, pour m'avoir aidé lors de la réalisation de mes expériences.

Je remercie également tous les membres du Groupe de Recherche en Écologie et Comportement Animal, pour avoir partagé, avec bonne humeur, leurs connaissances et leurs savoirs dans leurs domaines d'expertises, plus particulièrement Denis Réale pour son aide précieuse en statistique et Jean-François Giroux et Clint Kelly pour m'avoir fait part de leurs commentaires en début de maîtrise. Je remercie également Frédérique Dubois de l'Université de Montréal pour ses conseils lors de la construction de mon protocole expérimental.

Je remercie évidemment mes proches qui m'ont accompagné moralement tout au long de ma maîtrise, qui m'ont encouragé, inspiré et toujours aidé à repousser mes limites. Je remercie tout particulièrement mes parents, Fabienne et Claude, pour leur ouverture d'esprit et leur soutien constant dans mes choix, Didier Goulet-Tran qui m'a supporté dans les moments difficiles et a su me faire aller de l'avant. Enfin, je remercie mes amies Marlène, Marine, Laurène, Cécile, Geneviève et Kahena pour m'avoir écouté me plaindre et pour avoir fait en sorte que je garde une vie sociale.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES FIGURES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vi
RÉSUMÉ.....	vii
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
0.1 Définition de la plasticité comportementale.....	4
0.2 Différences individuelles de plasticité comportementale.....	6
0.3 Jeu producteur-chapardeur.....	12
NOTE SUR LE CHAPITRE.....	22
CHAPITRE I	
INDIVIDUAL DIFFERENCES IN LEARNING ABILITY ARE LINKED TO BEHAVIORAL PLASTICITY IN THE PRODUCER-SCROUNGER GAME.....	23
1.1 Abstract.....	23
1.2 Introduction.....	24
1.3 Materiel and Methods.....	26
1.3.1 Subjects and housing.....	26
1.3.2 Color discrimination test.....	27
1.3.2.1 Experimental apparatus.....	27
1.3.2.2 Experimental procedure.....	27
1.3.3 Producer-scrounger game.....	30
1.3.3.1 Experimental apparatus.....	30
1.3.3.2 Experimental procedure.....	30
1.3.4 Statistical analysis.....	32
1.4 Results.....	34
1.4.1 Learning a color discrimination.....	34
1.4.2 PS behavior in flocks.....	37

1.4.3 PS plasticity and learning speed.....	37
1.5 Discussion.....	42
1.6 Acknowledgments.....	45
APPENDIX A	
TABLE S1.....	46
APPENDIX B	
TABLE S2.....	47
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	48
BIBLIOGRAPHIE.....	53

LISTE DES FIGURES

Figure	Page
1.1 Individual cage used in the color discrimination task.....	29
1.2 Proportion of birds that chose the correct color at each trial during the individual learning test.....	36
1.3 Proportion of patches produced in each treatment for each order of treatment.....	39
1.4 Relationship between plasticity score, learning speed and the order of treatment.....	41

LISTE DES TABLEAUX

Tableau	Page
1.1 Final model (GLMM) for the individual learning test.....	35
1.2 Final model (GLMM) for the proportion of patches found through producing.....	38
1.3 Final models (LMMs) with plasticity score as the response variable and the order of treatment, learning speed as fixed effects.....	40

RÉSUMÉ

Les différences interindividuelles au sein des populations existent en partie parce que les individus n'ont pas la même capacité à ajuster leur comportement en fonction de leur environnement (plasticité comportementale). Ces différences de plasticité sont maintenues dans les populations grâce à la sélection naturelle entre autres via la fréquence-dépendance qui intervient lorsque le comportement des uns influence celui des autres. Cependant, la source proximale de ces différences demeure floue et l'étude des mécanismes cognitifs sous-jacents à la plasticité comme l'apprentissage est encore peu explorée. L'apprentissage permet d'associer un comportement avec sa conséquence et d'adapter son comportement en fonction de ses expériences passées et de son environnement. Etant donné que les individus varient dans leurs habiletés d'apprentissage, ces différences pourraient être la source proximale de différences de plasticité comportementale. Dans un contexte fréquence-dépendant, la plasticité des apprenants homogénéiserait l'environnement permettant l'existence de non-apprenants ou moins bons apprenants, peu plastiques dans la population. Notre étude expérimentale vise à tester la présence d'apprenants plastiques et de non apprenants peu plastiques dans un groupe lors d'approvisionnement social. Nous avons mesuré les vitesses d'apprentissage de *Lonchura striata domestica* dans un test individuel de discrimination de couleur et leur degré de plasticité dans l'utilisation de comportements producteur-chapardeur lorsque l'environnement du groupe change. Nos résultats révèlent une corrélation entre ces deux mesures suggérant que la vitesse d'apprentissage d'un individu peut contraindre sa plasticité dans un contexte social. Cependant, les individus lents à apprendre dans le test individuel sont les plus plastiques dans le contexte social. Ainsi, ajuster son comportement d'approvisionnement en groupe n'impliquerait pas le même type d'apprentissage que dans une tâche de discrimination simple. Des individus rapides et peu précis performeraient dans des tâches simples alors que des individus lents et précis performeraient dans des tâches plus complexes. Face à des perturbations, un pool de compétence de plasticité pourrait permettre le maintien d'un équilibre dans la population.

Mots-clés : Stratégies évolutivement stables, stratégies comportementales stables, compromis vitesse-précision, matching, maximisation.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le comportement est un lien entre l'animal et l'environnement dans lequel il vit, il constitue généralement la « première ligne de défense » en réponse aux changements environnementaux (Mench, 1998) et joue un rôle crucial dans l'adaptation de l'individu et l'évolution de son espèce (Danchin *et al.*, 2005). C'est le résultat d'un ensemble de processus de décision par lequel l'individu ajuste son état et sa situation par rapport aux variations du milieu abiotique et biotique (Danchin *et al.*, 2005). L'étude du comportement, appelée écologie comportementale, vise à explorer les relations entre le comportement, l'écologie (i.e. lien entre le comportement des individus et leur environnement) et l'évolution (i.e. comment le comportement évolue par sélection naturelle) et sert à comprendre comment un comportement résulte à la fois de l'histoire évolutive des espèces, des événements qui surviennent au sein des populations, des caractéristiques propres aux individus et des conditions dans lesquelles ils se sont développés (Danchin *et al.*, 2005). C'est un des domaines en biologie pour lequel la réponse à une question n'est pas unique mais peut prendre 4 formes différentes (i.e. questions de Tinbergen, 1963). Par exemple pour les deux premières formes, un oiseau mâle peut chanter pendant l'été parce que la longueur des jours augmente, ce qui déclenche des changements hormonaux et provoque le chant (i.e. réponse immédiate ou mécanique ; Davies *et al.*, 2012) et parce que ses parents lui ont appris à chanter pendant l'été et qu'il a des dispositions génétiques pour apprendre le chant de sa propre espèce (i.e. réponse développementale et ontogénique ; Davies *et al.*, 2012). Ces deux types de réponses sont des causes proximales et permettent d'expliquer comment l'individu en vient à se comporter de cette manière pendant sa vie (Davies *et al.*, 2012). Pour les deux autres formes, le mâle peut également chanter l'été pour attirer une femelle pour copuler parce que chanter augmente ses chances de produire des descendants avec cette femelle (i.e. réponse adaptative ou fonctionnelle ; Davies *et al.*,

2012) et parce qu'il a hérité ce comportement de ces ancêtres (i.e. réponse phylogénétique ; Davies *et al.*, 2012). Ces deux autres types de réponses sont des causes ultimes qui permettent d'expliquer pourquoi ce comportement a évolué chez ce mâle (Davies *et al.*, 2012). L'étude du comportement est donc multidisciplinaire puisqu'elle peut regrouper, selon le type d'explication, des domaines comme la génétique, la biologie moléculaire, physiologique, cognitive, et neurologique, l'ontogénie, l'écologie, la dynamique des populations et la phylogénétique. Elle peut également apporter des contributions importantes dans des disciplines plus appliquées à la société humaine comme en psychologie (Hutchinson et Gigerenzer, 2005), en neuroscience (Tervo, 2014), en médecine (Aston-Jones *et al.*, 1999), en élevage pour le maintien du bien-être des animaux (Mench, 1998) mais aussi dans les domaines de la conservation (Sutherland, 1998) et la gestion du tourisme.

Une des grandes sources de questionnement en écologie comportementale est la présence de différences interindividuelles comportementales consistantes au sein des populations, c'est-à-dire les patterns de réponses qui varient entre les individus et qui sont répétables chez l'individu ou son clone (idiosyncrasie comportementale ; Cézilly *et al.*, 2005). Ces variations ont souvent été, dans le passé, considérées comme du « bruit » (Cézilly *et al.*, 2005) autour d'une moyenne et ignorées par les chercheurs qui se contentaient plutôt de considérer les individus comme identiques d'un point de vue phénotypique. Ces différences individuelles ont progressivement intéressé les biologistes grâce à l'apparition de la théorie des jeux dans l'étude du comportement. Cette théorie est, au départ, un outil utilisé en économie (Von Neumann et Morgenstern, 1953) pour analyser les décisions prises par un individu dans des situations où ses choix et ceux de ses concurrents affectent son bénéfice (Davis, 1970). Par exemple, lorsqu'un propriétaire de magasin veut baisser ses prix pour gagner une plus grande part de marché, il sait que sa concurrence va réagir en conséquence. Ses bénéfices vont donc dépendre de sa décision finale et de la réaction de son compétiteur.

Cette théorie permet d'identifier les stratégies ou les plans d'actions qui décrivent ce que l'individu doit faire dans toutes les circonstances possibles (Davis, 1970). En adaptant cette théorie des jeux au cadre biologique, Maynard Smith (1982) a présenté la théorie évolutive des jeux comme un outil s'appliquant aux contextes où les individus d'une population jouent les uns contre les autres et dont le comportement de chacun affecte le bénéfice des autres (i.e. fréquence-dépendance). Contrairement aux économistes où la stratégie gagnante peut être fixée à l'avance, la stratégie évolutive gagnante ou stratégie évolutivement stable (SÉS, « Evolutionarily Stable Strategy » en anglais, ESS, Maynard Smith, 1982) résulte de la sélection naturelle. D'après Maynard Smith (1982), une fois adoptée par l'ensemble des individus de la population, la SÉS ne peut pas être supplantée par une autre stratégie (Giraldeau *et al.*, 2005). Grâce à ce concept, les biologistes ont pu voir que la sélection naturelle pouvait maintenir des comportements alternatifs à l'équilibre au sein d'une population. Les différences interindividuelles ont ainsi suscité l'intérêt des chercheurs qui ne les considéraient plus comme du « bruit » mais comme le résultat de la sélection fréquence dépendante. Cette théorie, adaptée au départ aux contextes de conflits sociaux et de comportements agressifs (Maynard Smith et Price, 1973), est maintenant utilisée pour analyser les comportements lors d'approvisionnements sociaux ou du choix de partenaire sexuel. De plus, l'intérêt pour ces différences individuelles comportementales consistantes a entraîné l'émergence d'un domaine à part entière, celui de la « personnalité animale », dans lequel les chercheurs s'intéressent aux raisons adaptatives de ces variations. Aussi, elles sont souvent appelées « syndrome comportemental », « tempérament », ou « style d'accommodement » (« coping style », en anglais ; Dall *et al.*, 2004 ; Sih, *et al.*, 2004 ; Réale *et al.*, 2007 ; Koolhaas *et al.*, 2007).

En s'intéressant à l'origine de ces différences et aux mécanismes proximaux et ultimes qui permettaient de les maintenir au sein de populations, les écologistes du comportement se sont rendus compte que les différences individuelles pouvaient témoigner d'une certaine plasticité adaptative (Cézilly *et al.*, 2005). Autrement dit, les

individus différaient les uns des autres en partie parce qu'ils n'avaient pas la même capacité à s'ajuster à leur environnement. En se focalisant sur le comportement, je définirai tout d'abord, ce que j'entends par plasticité adaptative (i.e. plasticité comportementale). J'expliquerai ensuite comment et pourquoi les individus d'une même population diffèrent dans leur plasticité en me focalisant sur l'un des mécanismes cognitifs sous-jacent comme source potentielle de plasticité, l'apprentissage. Enfin, je détaillerai le contexte et l'hypothèse de l'étude.

0.1 Définition de la plasticité comportementale

La plasticité comportementale (i.e. adaptative) est l'habileté d'un individu à ajuster son comportement quand son environnement change (Sih *et al.*, 2004 ; Stamps, 2016). C'est une forme de plasticité phénotypique qui réfère plus généralement à la capacité d'un individu (ou génotype) d'altérer la valeur de ses traits phénotypiques (dans ce cas-ci les traits comportementaux) en fonction de leur environnement (Dingemanse et Wolf, 2013). Elle est caractérisée par des traits modifiables (« labiles ») au cours de la vie de l'individu dont les changements sont réversibles et immédiats. Par exemple, chez les oiseaux chanteurs, les femelles choisissent les mâles par leurs chants lors de la saison de reproduction. Lorsque les variations environnementales influencent la disponibilité des mâles qui chantent le mieux, les femelles exhibent une plasticité en baissant leur niveau de sélectivité des mâles (Sockman, 2007).

L'autre source de plasticité phénotypique est la plasticité développementale. Elle se distingue de la plasticité comportementale parce qu'elle fait référence à la capacité d'un génotype à adopter des trajectoires développementales distinctes dans différents environnements (Snell-Rood, 2013). Cette forme de plasticité concerne plutôt les traits

morphologiques, physiologiques et les traits biodémographiques (« d'histoire de vie »). Ces traits sont par définition « non labiles » et les changements de ces traits se font à long terme et ils sont irréversibles (Sih *et al.*, 2004). La daphnie (*Daphnia cuculatta*) nous offre un exemple de plasticité développementale. Les individus se reproduisent de façon asexuée et peuvent développer un rostre de taille variable dépendamment de l'environnement dans lequel ils ont grandi. Agrawal *et al.* (1999) ont montré que les individus qui grandissent dans un environnement en présence de prédateurs développent un rostre deux fois plus long que ceux ayant grandi dans un environnement sans prédateur (Danchin *et al.*, 2005).

Il n'existe pas de consensus quant à la façon de désigner la plasticité comportementale puisqu'elle peut également être nommée flexibilité comportementale (West-Eberhard, 2003 ; Dingemanse et Wolf, 2013), plasticité phénotypique réversible (Morand-Ferron *et al.*, 2011a, Dingemanse et Wolf, 2013), réactivité (Wolf *et al.*, 2008), variabilité comportementale (Tervo *et al.*, 2014) et plasticité contextuelle (Stamps, 2016). De plus, à l'exception de la plasticité phénotypique réversible, tous ces termes peuvent parfois faire référence à la variabilité qui, d'après Snell-Rood (2013), correspond à la variation autour de la moyenne qui n'est pas le résultat d'une réponse à un changement d'environnement. Pour éviter toute confusion, nous n'utiliserons que l'expression plasticité comportementale dans ce mémoire.

Ce qui est entendu par la plasticité comportementale peut varier selon le domaine dans lequel elle est étudiée. En psychologie, elle correspond à la capacité d'un individu à inhiber une association déjà acquise puis celle d'en acquérir une nouvelle (i.e. apprentissage inversé ; Stamps, 2016). Généralement, deux stimuli sont présentés à l'individu, le choix de l'un est récompensé et le choix de l'autre pas. Lorsque la première association est acquise, on inverse l'apprentissage de sorte que le stimulus non récompensé devient récompensé et inversement pour l'autre. Ainsi, la plasticité

comportementale se mesure à la tendance de l'individu à persister ou non dans le choix du premier stimulus récompensé, les moins persistants étant les plus plastiques. D'autre part, pour les écologistes du comportement, la plasticité comportementale est définie par la réponse comportementale d'un individu sur un gradient environnemental (Norme de réaction comportementale (NRC) ou « Behavioral reaction norm » ; Dingemanse *et al.*, 2010). La NRC décrit une relation linéaire entre le comportement d'un individu et un changement environnemental donné et contient à la fois des informations sur le comportement moyen de l'individu dans cet environnement (l'ordonnée à l'origine) et sur son niveau de plasticité comportementale sur un gradient environnemental (la pente). Par exemple, lorsque la densité de leurs congénères augmente, les individus peuvent augmenter leur niveau d'agressivité (NRC dont la pente est positive) et certains peuvent toujours être plus agressifs que d'autres (NRC l'ordonnée à l'origine est supérieure à celles des autres ; Dingemanse et Wolf, 2013). Ces différences d'ordonnées à l'origine font référence aux différences individuelles comportementales consistantes dans le temps et entre les contextes (i.e. personnalité ; Dall *et al.*, 2004).

0.2 Différences individuelles de plasticité comportementale

Jusqu'à présent, des études sur les araignées, les crustacés, les poissons, les oiseaux et les mammifères ont montré que les individus d'une population pouvaient non seulement varier dans leurs traits de personnalité mais aussi dans leur degré de plasticité comportementale (valeur de leur pente de la NRC ; Dingemanse *et al.*, 2010). Par exemple, chez la chouette de l'Oural (*Strix uralensis*), les mères varient aussi bien dans l'intensité des comportements de défense du nid que dans leur capacité à ajuster leur comportement d'agressivité lorsque la disponibilité de nourriture varie (Konttiainen *et al.*, 2009). La personnalité et la plasticité comportementale sont souvent traitées comme deux traits distincts (Dingemanse *et al.*, 2010) et de nombreuses études

se sont focalisées sur le lien entre les différences de plasticité et des traits de personnalité comme l'exploration, la témérité, la néophobie et l'agressivité (Guillette *et al.*, 2011; LaRowe *et al.*, 2006 ; Niemelä *et al.*, 2013 ; Sih et Del Giudice, 2012). Par exemple, les souris peu agressives sont plus plastiques et ajustent davantage leur niveau d'agressivité en fonction du contexte social que les souris non agressives (Natarajan *et al.*, 2009). Différentes études ont également porté sur le lien entre les différences de plasticité comportementale et les styles d'accommodement (proactif versus réactif). Par exemple, les rats et les souris proactives sont plus agressifs, plus mobiles, forment une routine, sont peu dépendants des facteurs externes et sont aussi moins plastiques que les individus réactifs (Koolhaas *et al.*, 1999).

D'un point de vue évolutif, l'aptitude d'un individu (production de rejetons réalisée, Danchin *et al.*, 2005), qui exprime de la plasticité comportementale dépendra des coûts et des bénéfices liés à cette plasticité selon le milieu où elle s'exprime. Par exemple, la plasticité comportementale peut augmenter l'aptitude de l'individu dans un environnement nouveau ou changeant en lui permettant de répondre plus vite et de manière plus adaptée à son milieu (Danchin *et al.*, 2005 ; Cohen *et al.*, 2007). Cependant, exprimer de la plasticité est coûteux, ne serait-ce que pour maintenir les structures nerveuses susceptibles de permettre l'ajustement. Dans un environnement stable où l'utilisation de comportements fixes serait tout aussi adaptatif, maintenir les mécanismes qui supportent la plasticité imposeraient inutilement un coût (Fawcett *et al.*, 2012). Ce serait tout aussi vrai dans un environnement imprévisible où le mécanisme de plasticité serait incapable de faire usage du passé pour ajuster le comportement de manière efficace (Dall *et al.*, 2004). Par exemple, les rats de Norvège (*Rattus norvegicus*) vivent dans un environnement prévisible et fluctuant et sont plastiques dans leurs réponses comportementales. Ils découvrent constamment de nouvelles sources de nourriture grâce à des informations sociales. Alternativement, les rats noirs (*R. rattus*) vivent dans un environnement plus stable et expriment des

comportements d'approvisionnement relativement fixes et spécifiques après leur période d'apprentissage juvénile (Richerson et Boyd, 2000).

Dans un contexte où la plasticité comportementale semble être profitable dans un environnement prévisible et fluctuant, les écologistes du comportement ont essayé de comprendre pourquoi les différences de plasticité étaient maintenues au sein de populations. D'une part, ils ont montré que lorsque l'état interne des individus varie entre eux, le bénéfice qu'ils gagnent à exprimer de la plasticité variera aussi, c'est une situation d'état-dépendance (Dall *et al.* ; 2004 ; Mathot *et al.*, 2011 ; Wolf et Weissing, 2010). Par l'état interne on peut faire référence à l'état physiologique ou énergétique de l'individu (i.e. niveau de réserve ou de parasitisme), ses traits biodémographiques (i.e. âge, taille et morphologie ; Wolf et Weissing, 2010), ou encore des caractéristiques de son environnement (i.e. la taille de son territoire ; Dall *et al.*, 2004). Par exemple, si les réserves énergétiques d'un individu sont très faibles, il prendra davantage de risques à s'exposer à un prédateur pour trouver une nouvelle source de nourriture (Dall *et al.*, 2004) et pourrait modifier davantage son temps d'exploration qu'un individu en meilleure condition.

D'autre part, et de façon non mutuellement exclusive, les différences individuelles de plasticité pourraient être maintenues par fréquence-dépendance (Cézilly *et al.*, 2005). On retrouve de la fréquence-dépendance lorsqu'au sein d'une population les conséquences du comportement d'un individu peuvent varier en fonction du comportement adopté par les autres membres de la population. Par exemple, le choix optimal de proies dépendra du choix effectué par les compétiteurs (Giraldeau et Caraco 2000), ou le choix d'un partenaire sexuel dépendra du choix exercé par les autres femelles. Dans ce contexte, il est aussi envisageable que la plasticité de certains individus pourrait influencer celle des autres (i.e. plasticité fréquence-dépendante). Wolf *et al.* (2008) ont, par exemple, montré que lorsque le bénéfice à être plastique est

négativement fréquence-dépendant (i.e. la plasticité rapporte davantage quand elle est rare; Dingemanse et Wolf, 2013 ; Mathot *et al.*, 2011), la coexistence d'individus plastiques et non-plastiques pouvait être maintenue comme un polymorphisme dans la population. Les individus plastiques, en exploitant l'environnement, tendent à l'homogénéiser ce qui réduit l'avantage à la plasticité favorisant à terme les individus moins plastiques (Dingemanse et Wolf, 2013 ; Dubois *et al.*, 2010 ; Mathot *et al.*, 2011).

D'un point de vue proximal, étant donné que l'environnement naturel est souvent changeant et dynamique, il est probable que les animaux possèdent des mécanismes psychologiques qui les rendraient capables d'être performants en moyenne dans différents contextes (Gigerenzer *et al.* 1999; Hutchinson et Gigerenzer, 2005) plutôt qu'un pattern de comportements spécifiques et appropriés à chaque situation qu'ils pourraient rencontrer (McNamara et Houston 2009). Ces mécanismes impliquant les structures sensorielles, neuronales, endocrines, et cognitives, permettraient aux individus de produire des comportements et via des rétroactions, d'ajuster leur réponse comportementale pour qu'elle soit adaptée à l'environnement. Ils engloberaient des règles fixes (« rule of thumb » ; Hutchinson et Gigerenzer, 2005) et des règles d'apprentissage (« learning rule » ; Beauchamp, 2000 ; Fawcett *et al.*, 2012 ; Hamblin et Giraldeau, 2009 ; Morand-Ferron et Giraldeau, 2010). Les règles fixes correspondent à des réponses conditionnelles à court terme dues à des stimulations environnementales, qui sont peu coûteuses pour l'individu (Stephens et Krebs, 1987 ; Stephen *et al.*, 2007) et qui ne font pas intervenir d'apprentissage à long terme (Keasar *et al.*, 2002). Par exemple, lorsque la mobilité des femelles est limitée dans leur habitat, choisir un partenaire sexuel via des règles simples serait efficace (Janetos et Cole, 1981). Elles pourraient choisir le premier mâle qu'elles rencontrent ou encore en visiter un certain nombre avant de choisir celui qu'elles ont préféré (Hutchinson et Gigerenzer, 2005) sur la base d'un critère préétabli. Ce type de rétroaction a été peu étudié par les écologistes du comportement (Stephens *et al.*, 2007) contrairement à des

règles plus complexes comme celles de l'apprentissage. Ces dernières font référence à l'ensemble des mécanismes psychologiques de perception, d'acquisition, de rétention et de prise de décision qui permettraient à l'individu d'adopter un comportement en fonction de ses expériences passées et de son environnement biotique et abiotique actuel (Shettleworth, 2001).

L'apprentissage permet à l'individu d'enregistrer en mémoire l'association d'un comportement et sa conséquence, de reproduire ceux qui sont suivis d'une conséquence plaisante et d'abandonner ceux dont la conséquence est déplaisante (i.e. loi de l'effet ; Thorndike, 1927) et permet de traquer les changements environnementaux pour ajuster le comportement (Morand-Ferron et Giraldeau, 2010). Il est possible pour un individu d'apprendre par essai-erreur, en interagissant directement avec la ressource (i.e. apprentissage individuel, Danchin *et al.*, 2005) ou en utilisant les informations générées par ses congénères, par exemple en imitant leur comportement (i.e. apprentissage social ; Fragazy et Perry, 2003). Lorsqu'elle est mesurée, l'acquisition d'une association est souvent caractérisée par une augmentation de la réponse récompensée, une diminution du nombre d'erreurs et du temps pour donner cette réponse (Shettleworth, 1998 ; Morand-Ferron et Giraldeau, 2010) et sa mesure sert, entre autres, à comparer les habiletés d'apprentissage des individus.

Il existe de nombreuses façons de déterminer si les habiletés d'apprentissage d'un individu sont meilleures qu'un autre (Rowe et Healy, 2014). Un animal peut apprendre plus d'informations, les apprendre plus rapidement ou de façon plus précise ou s'en souvenir plus longtemps qu'un autre (Rowe et Healy, 2014). De plus, la consistance de ces différences d'habiletés d'apprentissage entre les contextes est discutée. Certains chercheurs suggèrent l'existence de capacités d'apprentissage générales (Matzel *et al.*, 2003) ou d'intelligence générale pour les individus de même espèce ou de même taxon (Lefebvre et Sol, 2008). Chez les singes, les oiseaux, les poissons et les coléoptères,

les performances d'apprentissage des individus pour certaines tâches seraient résumées par une composante principale expliquant une partie de la variance totale (spécialisation cognitive générale ; Lefebvre et Sol, 2008 ; Shaw *et al.*, 2015). D'autres suggèrent l'existence de plusieurs modules d'apprentissage, chacun spécialisé pour des tâches particulières (spécialisation cognitive modulaire ; Rowe et Healy, 2014). Par exemple, les mésanges (*Parus spp*) qui stockent leur nourriture se rappellent plus longtemps de l'emplacement de la ressource pour un endroit donné mais n'ont pas une mémoire spatiale plus efficace et ne retiennent pas plus d'emplacements que les individus qui ne stockent pas leur nourriture dans des tâches spatiales autres que celles du stockage de nourriture (Krebs *et al.*, 1989 ; Biegler *et al.*, 2001). Étant donné que les individus diffèrent dans leurs habiletés cognitives (habileté d'apprentissage), certains sont plus efficaces que d'autres à acquérir et utiliser l'information dans un environnement changeant (e.g. Sol *et al.* 2005). Ces différences interindividuelles pourraient être la source des différences interindividuelles de plasticité comportementale (Niemela *et al.*, 2013 ; Sol *et al.*, 2005) et très peu d'études se sont intéressées à ce sujet (Gibelli et Dubois, 2016).

Un contexte particulièrement propice à l'évolution des mécanismes sous-jacents à la plasticité comportementale est le contexte social parce qu'au sein des groupes, le comportement des uns requiert souvent l'ajustement du comportement des autres. Par exemple, chez les criquets (*Gryllus integer*), les mâles ont deux stratégies pour attirer les femelles, soit ils chantent, soit ils restent silencieux et interceptent les femelles qui s'approchent des mâles chantants (Cade, 1975). Dans un territoire donné, si plusieurs mâles chantent pour attirer une femelle, il est fort probable que celle-ci choisisse le mâle qui chante le mieux. Le coût du chant étant énergétiquement élevé et les risques d'attraction de parasites et de prédateurs étant importants, il pourrait être profitable à certains mâles de se taire et de se placer en périphérie du territoire d'un mâle chanteur (on dit alors que c'est un mâle satellite) et intercepter les femelles attirées par le mâle

chanteur. Le mâle silencieux ajusterait ainsi son comportement en fonction des mâles chanteurs afin d'optimiser ses chances de se reproduire (Cade, 1975). Cette situation est semblable au jeu producteur-chapardeur (PC) qui a particulièrement été étudié en écologie comportementale lors d'approvisionnement social chez les oiseaux.

0.3 Jeu producteur-chapardeur

Quand il a besoin d'une ressource, que ce soit de la nourriture ou un partenaire sexuel, un individu solitaire n'a pas le choix d'investir dans la recherche de cette ressource (produire ; Giraldeau et Dubois, 2008). À l'inverse, un individu social peut chercher cette ressource ou attendre que ses congénères la découvrent pour en bénéficier (chaparder ; Giraldeau et Dubois, 2008 ; kleptoparasitisme ; Giraldeau et Caraco, 2000). En utilisant le chapardage, l'individu peut se montrer agressif et menaçant pour obtenir l'exclusivité de la ressource (kleptoparasitisme agressif ; Giraldeau et Caraco, 2000), il peut se joindre à la découverte de son congénère sans agressivité (kleptoparasitisme compétitif ; « scramble kleptoparasitism » ; Giraldeau et Caraco, 2000) ou encore chaparder de manière furtive en évitant les interactions avec le producteur (kleptoparasitisme furtif ; « stealth kleptoparasitism » ; Giraldeau et Caraco ; 2000). Nous utilisons dans cette étude une espèce dont les individus ne montrent pas d'agressivité lors d'approvisionnement social et donc le type de chapardage observé ici sera le kleptoparasitisme de compétition.

Dans un groupe, tous les individus pourraient produire indépendamment en plus de profiter des découvertes de leurs congénères (i.e. tactiques non mutuellement exclusives ; Giraldeau et Dubois, 2008). Dans ce cas, les individus cherchent ensemble et se partagent la ressource dès que l'un d'entre eux l'a trouvé (i.e. partage d'information, « information sharing », Giraldeau et Beauchamp, 1999). Pour arriver à

cela, ils pourraient par exemple utiliser des modalités sensorielles différentes pour chacune des tactiques. Par exemple, ils pourraient chercher la nourriture visuellement et surveiller de manière auditive le comportement des congénères (Giraldeau et Beauchamp, 1999). À l'inverse, ces tactiques, chercher et surveiller ses congénères pourraient être mutuellement exclusives ce qui en ferait un jeu producteur-chapardeur (PC ; Barnard et Sibly, 1981 ; Giraldeau et Dubois, 2008). Dans un tel cas, chaque individu doit choisir entre chercher (produire) ou surveiller les congénères (chaparder ; Coolen *et al.*, 2001 ; Giraldeau et Caraco, 2000). Le jeu PC, issu de la théorie évolutive des jeux, a été développé par Barnard et Sibly (1981). En étant les premiers à considérer le chapardage comme une tactique d'approvisionnement à part entière (Giraldeau et Caraco, 2000), ils ont formulé l'hypothèse que dans ce jeu, le gain qu'obtient un individu ne dépend pas seulement de ses propres actions (i.e. choix de tactiques) mais aussi du comportement adopté par les congénères qui concurrencent pour la même ressource (i.e. fréquence-dépendance ; Giraldeau et Caraco, 2000). Plus les chapardeurs sont répandus dans la population, moins c'est rentable d'utiliser cette stratégie (i.e. fréquence-dépendance négative ; Barnard et Sibly, 1981). Cet effet a été confirmé empiriquement dans une situation d'approvisionnement social (Giraldeau *et al.*, 1994, Mottley et Giraldeau, 2000). De plus, lorsque les chapardeurs sont répandus, la profitabilité de produire est moindre tout en demeurant supérieure à celle des chapardeurs (Giraldeau et Caraco, 2000). L'incompatibilité des tactiques et les prédictions de ce jeu ont par exemple été vérifiées chez le Capucin damier (*Lonchura punctulata*) lors d'approvisionnements sociaux. Coolen *et al.* (2001) ont montré que l'orientation de la tête établie par l'axe du bec en rapport à l'horizon était un marqueur de la tactique utilisée par l'oiseau. Ainsi, la fréquence des sautilllements avec un bec dont l'orientation pointe au-dessus de l'horizon indique que l'animal surveille les congénères pour des occasions de chaparder. La fréquence des sautilllements avec le bec orienté sous l'horizon signalait un oiseau engagé à chercher et donc à produire la nourriture. Lorsque la distribution des graines au sol réduisait considérablement la

profitabilité de la tactique chapardeur, la fréquence des sautilllements avec la tête pointant au-dessus de l'horizon déclinait quotidiennement jusqu'à atteindre zéro.

En utilisant la théorie évolutive des jeux, différentes SÉS ont été prédites lorsqu'un groupe d'individus jouait au jeu PC. Au départ, le concept de SÉS supposait, selon Maynard Smith et Price (1973), des stratégies génétiques correspondant à une règle qui attribuerait à l'individu une probabilité d'utilisation de chaque tactique comportementale. Chaque participant serait donc programmé pour se comporter toujours selon ces règles et ne différeraient les uns des autres que dans la stratégie qui leur serait génétiquement attribuée (Maynard Smith et Price, 1973). Les individus transmettraient ainsi leur stratégie génétique à leurs descendants et la fréquence des stratégies serait régulée au sein de la population par sélection fréquence-dépendante menant la population vers la SÉS. Dans le jeu PC, une population constituée d'une stratégie génétique 100% producteur serait rapidement envahie par des individus dont la stratégie génétique est 100% chapardeur parce que cette stratégie est toujours plus profitable lorsqu'elle est rare. Un chapardeur ne pouvant pas chaparder sans producteur, la présence des deux stratégies pures est donc incontournable dans ce cas-là et la SÉS serait un mélange de producteur purs et de chapardeurs purs avec un gain équitable pour les individus de la population (Dawkin, 1976 ; Giraldeau et Dubois, 2008).

L'utilisation de l'alternance entre les deux stratégies pures selon une fréquence d'utilisation stable est aussi une autre SÉS possible (Barnard et Sibly, 1981 ; Vickery *et al.*, 1991). Dans cette situation, la stratégie génétique permet à l'individu l'alternance d'une tactique à l'autre, ajustant la fréquence des stratégies dans la population par sélection fréquence-dépendance. Comme pour la SÉS précédente, on suppose que les phénotypes des individus (taille, sexe, âge, expérience, rang de dominance, etc) n'ont pas d'effet sur la profitabilité de la tactique utilisée ; on dit alors que les joueurs sont

symétriques (Giraldeau et Dubois, 2008). Dans d'autres cas, comme lorsqu'une hiérarchie de dominance est fortement établie au sein de la population, on peut s'attendre à une fréquence d'équilibre malgré des gains inégaux entre les individus (Giraldeau et Caraco, 2000 ; Giraldeau et Dubois, 2008).

Dès les premiers développements de la théorie évolutive des jeux il est apparu évident que dans certains cas les tactiques des joueurs n'étaient pas déterminées génétiquement mais plutôt par les conditions environnantes (Harley 1981). Au cours de leur vie, les individus d'une population changeraient et ajusteraient leurs comportements d'exploitation en fonction des caractéristiques environnementales de leur milieu (Morand-Ferron *et al.*, 2010a). Le mécanisme qui permettrait d'être plastique et d'atteindre un équilibre dans le groupe ne serait plus directement la sélection naturelle mais plutôt des mécanismes cognitifs, comme l'apprentissage. Pour cette raison, certains écologistes du comportement, dont je fais partie, pensent qu'il est important de faire la distinction entre les SÉSs produites par la sélection naturelle et les équilibres qui résultent d'ajustements via des mécanismes cognitifs, les stratégies comportementales stables (SCSs, Mottley et Giraldeau, 2000). Dans le jeu PC, la SCS serait alors affectée par des paramètres sociaux et environnementaux comme la probabilité de rencontrer la parcelle (Beauchamp et Giraldeau, 1996) et sa richesse (Vickery *et al.*, 1991), l'avantage du découvreur (Caraco et Giraldeau, 1991), la taille du groupe (Vickery *et al.*, 1991) et les caractéristiques propres à l'individu, comme ses besoins énergétiques (Lendvai *et al.*, 2004). Lorsqu'une perturbation environnementale affecte l'un ou plusieurs de ces paramètres, la valeur de la SCS change et les individus ajustent leur comportement d'approvisionnement pour optimiser leur gain personnel au sein du groupe (Mottley et Giraldeau, 2000 ; Morand-Ferron *et al.*, 2011a). Sachant que la plasticité comportementale requiert l'échantillonnage de chaque alternative (i.e. produire et chaparder), il est plus probable que les SCS résultent d'une population d'individus qui utilisent les deux alternatives plutôt qu'une alternative pure comme

dans le cas des SÉSs (Giraldeau et Dubois, 2008). Afshar et Giraldeau (2014) ont montré dans un modèle de simulation que les mêmes solutions prédites par les SÉS pouvaient être prédites à partir d'agents faisant usage d'une règle d'apprentissage. Cependant, dans les cas de SCS les individus adoptaient tous une combinaison des tactiques producteur et chapardeur distincte. Les résultats de ce modèle sont d'ailleurs compatibles avec ceux de quasiment toutes les études publiées sur le jeu PC (Afshar et Giraldeau, 2014).

L'apprentissage pourrait donc permettre aux individus de traquer les changements environnementaux dans le jeu PC et d'ajuster l'utilisation des tactiques (Dubois *et al.*, 2010, Afshar et Giraldeau, 2014). L'utilisation de l'apprentissage dans ce jeu est appuyée par des études empiriques où l'utilisation des tactiques d'un individu est influencée par ses expériences passées (Katsnelson *et al.*, 2008 ; Morand-Ferron et Giraldeau, 2010 ; Belmaker *et al.*, 2012). Par exemple, chez le Capucin damier, les individus entraînés à chaparder chapardent toujours plus que les individus entraînés à produire même s'ils sont testés dans des conditions identiques (Morand-Ferron et Giraldeau, 2010). Dans ce jeu, les individus pourraient apprendre comment leurs congénères se sont comportés dans le passé (Beauchamp, 2000 ; Fudenberg et Levine, 1998). Ils utiliseraient alors de l'apprentissage social pour ajuster l'utilisation de leur tactique en reconnaissant certains voire de tous les congénères du groupe et en mémorisant l'utilisation des tactiques passées de chacun. Il est par ailleurs plus probable que les individus se basent plutôt sur les conséquences de leur propre comportement, en reproduisant les réponses productives dans le passé et en ignorant les autres (Beauchamp, 2000 ; apprentissage individuel). Les études empiriques de Mottley et Giraldeau (2000) et de Belmaker *et al.* (2012) dans le jeu PC appuient d'ailleurs cette seconde hypothèse. Ils ont montré que les oiseaux peuvent ajuster l'utilisation des tactiques jusqu'à un point d'équilibre et qu'ils utilisaient plus

fréquemment la tactique initialement la plus productive lorsque le taux de succès des tactiques était manipulé.

Selon Harley (1981), l'échantillonnage d'un individu et son influence sur son comportement dans un contexte de jeu seraient gouvernés par une règle d'apprentissage et la règle d'apprentissage attendue serait celle qui mènerait le plus rapidement la population à l'équilibre SÉS. On dénoterait alors cette règle comme étant une règle évolutivement stable, ou une règle ÉS. Cette règle décrirait la façon dont l'animal met à jour les valeurs de chaque alternative en se basant sur ses gains passés et ceux présents et établirait la façon de choisir entre les alternatives fondées sur les valeurs attendues pour chaque alternative. Trois règles d'apprentissage ont été proposées comme des candidates pour la règle ÉS dans le contexte d'un jeu PC.

1. La règle de la « somme des gains relatif » (Relative Payoffs Sum ; RPS ; Harley, 1981) où l'estimation de la valeur des alternatives est actualisée grâce à l'expérience de l'individu en utilisant un facteur de mémoire pour pondérer les informations passées des informations présentes et une valeur résiduelle qui imposerait un seuil minimal de choix d'une alternative (Hamblin et Giraldeau, 2009).
2. La règle de l'opérateur linéaire (Bush et Mosteller, 1955) où le facteur de mémoire influence directement le poids accordé à la valeur de l'alternative (Hamblin et Giraldeau, 2009). Cette règle ne possède pas de valeur résiduelle de sorte que si une alternative ne rapporte plus de gain pendant suffisamment de temps, sa valeur peut atteindre zéro et ne plus jamais être exploitée.

3. La règle de la « mémoire parfaite » (Houston et Sumida, 1987) où les individus retiennent chacun des gains perçus par chaque alternative depuis toujours et se servent de toutes ces valeurs pour en estimer la profitabilité. La valeur relative d'une alternative est donc le ratio des gains totaux de cette alternative sur ceux des deux alternatives. Il n'y a pas de facteur de mémoire qui dévalorise les expériences passées en faveur des plus récentes (Hamblin et Giraldeau, 2009) ni de valeur résiduelle.

Chaque règle est associée à un mécanisme de prise de décision où l'individu peut soit choisir les alternatives proportionnellement à l'estimation de leurs valeurs respectives (« matching », Afshar et Giraldeau, 2014), soit choisir celle qui a la plus grande valeur attendue (maximisation ; Beauchamp, 2000). Des études théoriques ont permis à partir de simulations sur ordinateur d'examiner la stabilité de chaque règle contre un mutant utilisant d'autres règles d'apprentissage au sein d'une population donnée (Beauchamp, 2000; Hamblin et Giraldeau, 2009). Elles ont montrées que la RPS est celle qui permettrait à une population d'atteindre le plus rapidement une SÉS et qu'en conséquence elle était, au sens d'Harley (1981), une règle ÉS. Cependant, la LOP, demeure la règle la plus souvent utilisée pour sa simplicité dans les études théoriques sur le jeu PC. Elle arrive à reproduire de manière assez efficace le résultat de presque toutes les études expérimentales du jeu PC lorsqu'elle est associée au « matching » comme mécanisme d'attribution des alternatives (Afshar et Giraldeau, 2014).

L'ensemble des études sur les règles d'apprentissage supposent jusqu'ici que tous les individus d'une population sont capables d'apprendre et ont tous la même habileté à le faire. Deux études ont tenté à partir de simulations d'ordinateur d'examiner l'évolution de la capacité d'apprendre à ajuster son comportement PC en partant de populations où les individus adoptent des usages fixes de ces comportements (Dubois *et al.*, 2010 ; Katsnelson *et al.*, 2011).

Dubois *et al.* (2010) ont utilisé une simulation sur ordinateur pour tester si un mutant, capable d'apprendre de manière immédiate à utiliser le comportement PC adéquat, pouvait se répandre au sein d'une population d'individus incapables d'apprendre et dont le comportement d'approvisionnement était fixé génétiquement (i.e. mixte des deux tactiques). Lorsque l'environnement ne changeait pas, les mutants capables d'apprendre ne perduraient pas dans la population. Cependant, ces derniers se répandaient dans la population d'individus fixes lorsque l'environnement fluctuait entre les générations, mais sans jamais les éliminer entièrement. Ainsi, le mélange d'individus capables d'apprendre (plastiques) et incapables d'apprendre (fixes) serait, selon eux, la SÉS. Les mutants plastiques capables d'apprendre agiraient alors au sein de la population comme un tampon car en ajustant leur comportement aux profitabilités des alternatives ils finissent par atténuer les variations de gains entre les individus au sein du groupe. Les fixes seraient donc moins affectés par la constance de leur comportement en présence d'individus plastiques (Dubois *et al.*, 2010).

Katsnelson *et al.* (2011) ont exploré l'évolution de l'apprentissage dans un jeu fréquence-dépendant en utilisant une autre approche. Contrairement à Dubois *et al.* (2010) où les individus choisissaient instantanément le comportement le plus profitable sans aucun besoin d'échantillonnage, le modèle de Katsnelson *et al.* (2011) exige des individus plastiques qu'ils échantillonnent leur environnement de manière répétée et en même temps que les autres membres du groupe afin de trouver l'allocation qui maximise leurs gains (Katsnelson *et al.*, 2011). En étudiant les conditions dans lesquelles les règles d'apprentissage LOP et RS pouvaient supplanter l'utilisation de stratégies génétiquement fixes (i.e. pures ou mixtes) d'une population déjà à l'équilibre, ils ont conclu que ces règles avaient peu de chance d'être favorisées dans un environnement stable ou légèrement fluctuant et lorsque les individus ont les mêmes habiletés à jouer chaque tactique. Cependant, lorsque l'environnement était

suffisamment fluctuant et que le phénotype (traits physiques ou cognitifs) des individus variait de manière consistante, ils ont démontré que l'apprentissage pouvait supplanter les stratégies génétiquement fixes. À la différence de Dubois *et al.* (2010), où au mieux à peine 40% d'une population pouvait être plastique, l'ajout de l'échantillonnage dans la simulation de Katsnelson *et al.* (2011) prédit qu'une population pouvait être entièrement composée d'individus plastiques dans les conditions où les règles d'apprentissage supplantaient les règles génétiquement fixes (environnement fluctuant et asymétrie des phénotypes). Dans ce modèle, la nature de l'asymétrie phénotypique des individus n'étant pas définie, les individus d'une population apprendraient tous à ajuster leurs tactiques PC mais pourraient varier dans leur habileté à le faire.

Dans le jeu PC, des études expérimentales montrent que les individus varient de manière consistante dans l'utilisation de leurs tactiques (Morand-Ferron *et al.*, 2011b) mais aussi dans leur niveau de plasticité comportementale dans l'utilisation de ces tactiques quand leur environnement change (Morand-Ferron *et al.*, 2011a). Ces différences apparaissent donc compatibles avec les prédictions des simulations de Dubois *et al.* (2010) et de Katsnelson *et al.* (2011). Le modèle de Dubois *et al.* (2010) prédit deux classes distinctes d'individus, des apprenants plastiques, et des fixes. Dans une situation plus réaliste, il est possible que ces catégories discrètes donnent lieu à un gradient d'habileté d'apprentissage, comme suggéré dans le modèle de Katsnelson *et al.* (2011), avec des individus rapides à apprendre et d'autres plus lents. Les différences d'habiletés d'apprentissage pourraient ainsi expliquer les différences individuelles de plasticité observées dans le jeu PC. Certains individus, en apprenant plus rapidement que d'autres, détecteraient plus vite les changements de valeurs des alternatives et auraient ainsi plus vite l'opportunité de modifier leur comportement de manière adaptative. Ils seraient les premiers à répondre aux changements de l'environnement et tamponneraient les gains obtenus par les individus moins rapides, réduisant d'autant la

nécessité qu'ils ajustent leur comportement. Ainsi ces derniers exprimeraient une plasticité moindre.

Notre étude expérimentale vise à tester dans un contexte de jeu PC si les groupes sont composés d'individus lents à apprendre et de ce fait, peu plastiques et d'individus rapides à apprendre et conséquemment plus plastiques. Autrement dit, est-ce que les différences d'habiletés d'apprentissage sont positivement corrélées à celles de la plasticité comportementale ? Ce chapitre introduira cette problématique, détaillera les expériences effectuées sur des moineaux de Japon (*L. striata domestica*) lors de l'étude, résumera les résultats qui seront ensuite interprétés dans une dernière partie dans le contexte scientifique d'écologie comportementale.

NOTE SUR LE CHAPITRE

Ce chapitre est présenté sous forme d'article scientifique qui sera soumis à la publication. Les auteurs sont Marie Barou-Dagues, Carolyn Louise Hall et Luc-Alain Giraldeau du département des Sciences Biologiques de l'Université du Québec à Montréal.

CHAPITRE I

INDIVIDUAL DIFFERENCES IN LEARNING ABILITY ARE LINKED TO BEHAVIORAL PLASTICITY IN A FREQUENCY-DEPENDENT GAME

1.1 Abstract

Behavioral plasticity allows animals to adjust their behaviour to current conditions. However, individuals from the same population often differ in their degree of behavioral plasticity. A number of empirical studies have revealed a link between behavioral plasticity and individual differences in personality traits but few have focused on the cognitive mechanisms underlying behavioral plasticity. In a frequency-dependent context, the presence of some plastic individuals could allow the co-existence of non-learning or fixed individuals. Hence, foraging groups may contain both plastic, fast learning individuals and non-plastic slow learning individuals. In this study, we investigated whether better learners in a simple associative learning task were also the more able to adjust their behaviour in a social foraging game context. We measured the learning ability of female Bengalese finches (*Lonchura striata domestica*) in a color discrimination task and their degree of behavioral plasticity when foraging conditions called for changes in the flock's producer-scrouter equilibrium. We found that behavioral plasticity was affected by either the order in which individuals experienced the treatments or their learning speed. However, in contrast to our expectation, the slower learners were most plastic. We argue that behavioral plasticity in the producer-scrouter game context may not require the same type of associative learning as that used in our learning experiment. We also propose that being fast and inaccurate could favor being responsive in simple asocial contexts while being slow and accurate could favor being plastic in more complex social contexts. To understand the origin of individual differences in behavioral plasticity in a game context, future empirical studies need to compare these differences with learning speed measured in other types of learning tasks and with personality traits relevant to the fast-slow continuum.

Keywords: Producer-scrouter game, speed-accuracy tradeoff, reversal learning, treatment order, behavioral reaction norm.

1.2 Introduction

Behavioral plasticity is generally defined as an ability to adjust behaviour to current conditions (Sih *et al.*, 2004, Stamps, 2016) and provides an advantage in environments that vary within generations (Gomulkiewicz and Kirkpatrick, 1992; Danchin *et al.*, 2005; Cohen *et al.*, 2007; Dunlap and Stephens, 2016; Dunlap and Stephens, 2016). Recent studies have revealed that individuals from the same population can differ in their degree of behavioral plasticity (Dingemanse *et al.*, 2010; Morand-Ferron *et al.*, 2011a). For example, some red knots (*Calidris canutus islandica*) adjust their level of vigilance to changes in perceived predation risk while others do not (Mathot *et al.*, 2011). A number of empirical studies have revealed a link between behavioral plasticity and individual differences in personality traits (individual differences that are consistent across time and context; Guillette *et al.*, 2011; Niemelä *et al.*, 2013; Quinn and Creswell, 2005; Verbeek *et al.*, 1994); but few have focused on the cognitive mechanisms underlying behavioral plasticity by investigating the link between differences in learning ability and behavioral plasticity across a varying environment (but see Gibelli and Dubois, 2016).

Learning is a mechanism that allows animals to adapt their behaviour to the local environment according to their experience (Shettleworth, 2010). Faster learners should detect changes in the environment more quickly, allowing them to modify their behavior rapidly and so consequently exhibit greater plasticity in a changing environment than slow learners. It follows that individual differences in learning ability could be a source of individual differences in behavioral plasticity (Niemelä *et al.*, 2013).

Here, we investigate this hypothesis in the context of a producer-scrouter (PS) foraging game. In this game, individuals can search for food (play producer) or search for opportunities to exploit the discoveries of others (play scrounger) and the payoff obtained from each tactic varies with the frequency of tactic use in the group, such that each tactic does better when rare (Giraldeau and Caraco, 2000). Because of this negative frequency-dependence, no tactic can reach fixation and there is a stable equilibrium frequency of scroungers where both tactics obtain the same payoff and no individual can do better by switching tactics (Giraldeau and Caraco, 2000). This equilibrium is influenced by environmental and social characteristics, such as patch encounter probability or group size, requiring individuals to adjust their tactic use to changes in local conditions (Beauchamp, 2001; Coolen *et al.*, 2001; Giraldeau *et al.*, 1994; Morand-Ferron and Giraldeau, 2010; Morand-Ferron *et al.*, 2011b; Mottley and Giraldeau, 2000; Vickery *et al.*, 1991). Furthermore, individuals differ consistently in both their tactic use (Beauchamp, 2001) and their behavioral plasticity in tactic use in this game (Morand-Ferron *et al.*, 2011a).

When modeling the mechanism by which animals in the PS game track changes in their physical and social environment, researchers have often used learning rules (Beauchamp, 2000; Dubois *et al.*, 2010; Katsnelson *et al.*, 2001; Afshar and Giraldeau, 2014). In these models, individuals use learning to estimate the current payoffs to each strategy and then adjust their use of tactics adaptively. Empirical studies have supported the idea that animals track payoffs in the PS game using learning by showing that the tactic use of individuals was affected by their experiences (Katsnelson *et al.*, 2008; Morand-Ferron and Giraldeau, 2010; Belmaker *et al.*, 2012). For instance, Katsnelson *et al.* (2008) showed that hand-reared house sparrows (*Passer domesticus*) that had been reinforced for scrounging, scrounged more than birds that had received no reinforcement when they scrounged. Coolen *et al.* (2001) also demonstrate that when scrounging opportunities are reduced, scrounging in nutmeg mannikins

(*Lonchura punctulata*) declines to zero after a few days of testing. It is therefore possible that individual differences in plasticity reported in a PS game could be the manifestation of individual differences in learning speed. In fact, Dubois *et al.* (2010) predict that the presence of some plastic individuals in the PS game actually favours the stable co-existence of non-learning or fixed individuals. Katsnelson *et al.* (2011) also predict that learning to choose between strategies will evolve in the PS game, but will only reach high frequencies given sufficient levels of environmental variation and asymmetry in rewards between individuals. We therefore anticipate that individual variation in plasticity during the PS game will be correlated with variation in learning ability. We test this expectation using small flocks of Bengalese finches (*L. striata domestica*). We first measure an individual's learning speed in a color discrimination task (after Katsnelson *et al.*, 2010), and then allow those same individuals to forage in flocks and play the PS game across an environmental gradient to measure their level of behavioral plasticity in their use of producer and scrounger foraging tactics. We predict that faster learners in the associative learning task will exhibit greater behavioral plasticity and hence faster adjustment of tactic use in the PS game.

1.3 Methods

1.3.1 Subjects and housing

We randomly selected 27 *L. striata domestica* from a colony of 40 female birds. Birds were kept at $22^{\circ}\text{C}\pm 1$ on a 12L:12D light cycle (08h00-20h00). The day before each experiment, food was removed at 08h00 so that the birds experienced their regular nightly period of food deprivation (they do not normally eat overnight), and then started taking part in trials the next morning. Outside of experimental periods, the birds were

allowed unlimited access to a commercial mixture of seeds, water, spray millet hard-boiled egg and vitamin mixture 2 days per week. We first measured each bird's rate of learning a color discrimination task and then measured their plasticity of tactic use in a flock-foraging context. Seven females were excluded from the flock test because they did not participate in the color discrimination task, so our final sample size was 20 females. The experiments were conducted from 2015-07-28 to 2015-11-20 within the UQAM animal care facility. All experimental procedures complied with the guidelines from the Canadian Council for Animal Care and were approved by the UQAM committee for animal care under protocol 0315-C1R2-7120316.

1.3.2 Color discrimination test

1.3.2.1 Experimental apparatus

For this experiment, we placed 4 cages (52 x 29 x 37 cm) in a room, and attached 2 sheets of opaque white partition (52 x 28.5cm and 52cm x 36.5 cm) to each, one fixed on the top and the other fixed on one side (back) of the cage (Figure 1.1). Two openings in the upper corners at the back of the cage allowed the experimenter to insert and manipulate two feeders without being seen by the bird. Each cage had one perch next to each feeder and a third lower central perch. Birds were housed individually in the cages. Throughout the experiment, they had auditory contact but we prevented them from observing each other's choices by placing a third white opaque partition between the cages.

1.3.2.2 Experimental procedure

All birds went through a 1-day familiarization phase and a 1-day experimental phase. On the first day, the observer (MBD) placed one bird in each of two cages. Each cage contained two identical feeders with a transparent seed-containing cylinder inserted in a white plastic dispenser. On day 2, the first two birds were tested while another began its familiarization in the two remaining cages. Familiarization started with the cylinders completely filled with seeds. We then progressively reduced the amount of seeds until they were no longer visible to the birds. We also removed and re-introduced the feeders several times a day to get birds familiarized with the procedure of feeder replacement. Because at least one feeder always contained food during familiarization, the birds had *ad libitum* access to food.

During the experimental phase, both birds of a dyad were tested at the same time, with trials alternating between birds. The experimenter observed the birds from behind the cage using a mirror. At 09h00, each bird began a series of 30 color discrimination trials broken into three bouts of 10 trials interspersed by a 30 min rest without access to food. During the test, one feeder was marked with yellow and the other with pink colored tape (Figure 1.1). To balance for any potential *a priori* color preferences, yellow was the rewarded color for 10 birds and pink for the other 10 birds. The rewarding feeder contained 5 millet seeds per trial, while the other was empty. With so few seeds in the rewarding feeder, the birds had to be perched next to a feeder to see the seeds. The feeders were introduced at the start of a trial and the end of a trial was signaled by removing the feeders, either 2 min after a bird's first choice (defined as perching next to a feeder) or after 5 min when no choice was made. The location of the rewarding feeder in each trial was randomized, with the constraint that each color was placed on each side 15 times and never more than twice consecutively on the same side. Each individual had the same color side sequence. We noted the bird's choice (yellow, pink or no choice) for each of the 30 trials.

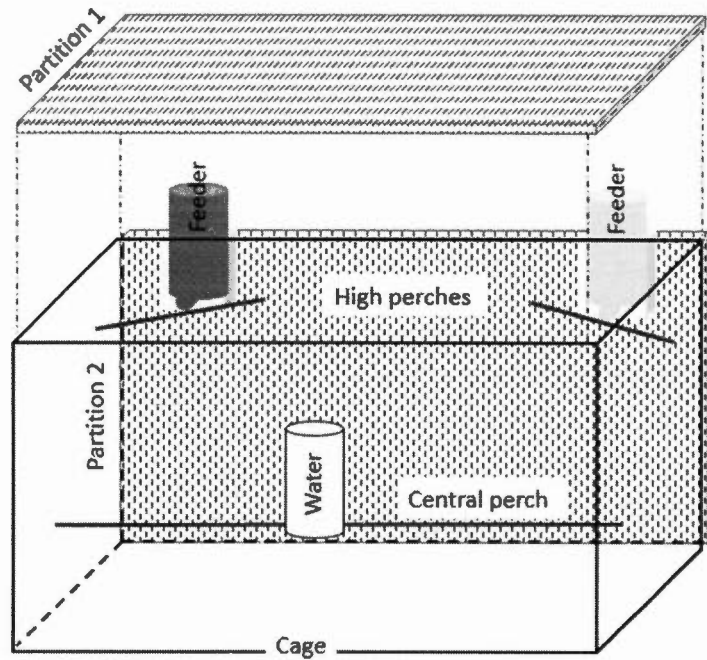


Figure 1.1:

The individual cage used in the color discrimination task. Two white opaque partitions were fixed on the cage, one on the top (i.e. partition 1) and one in the back (i.e. partition 2). Openings in the upper corners of partition 2 allowed the experimenter to remove feeders easily and the water was permanently fixed to the center of the front of the cage.

1.3.3 Producer-scrourer game

After the individual learning task, we randomly formed 4 flocks of 5 birds for the PS task and each flock was kept in a large aviary (3.65x1.45x2.32m high) for the duration of the experiment.

1.3.3.1 Experimental apparatus

Each aviary contained a wooden board, the grid (110cm x 115cm), with 100 numbered wells (1.3 cm diameter and 1.0 cm depth, spaced 10 cm apart in a 10 x 10 grid pattern) placed on the floor. Seed dispersion in the wells followed three treatments: (A) 20 millet seeds in 5 wells, (B) 10 millet seeds in 10 wells and (C) 5 millet seeds in 20 wells. Next to the grid, we placed perches allowing birds to rest during and after the experiment. The experimenters (MBD and B. Gonella; BG) remained outside the aviary and observed the birds through a one-way mirror. We identified each bird using two colored leg rings and their individual plumage characteristics.

1.3.3.2 Experimental procedure

Each flock went through 2 days of familiarization in the aviary with ad libitum water and food on the grid. On the first day, we filled all wells with a commercial mixture of seeds. On the second day, we halved the number of seeds in the wells during the morning and we placed 5 seeds in a randomly selected number of wells in the afternoon. After the familiarization phase, birds experienced 5 days of experimental trials. Each

flock took part in a maximum of 6 trials per day, between 08h30 and 11h30 for 5 days. Treatment order was balanced by placing flocks 1 and 2 in treatments A, B, and C and by placing flocks 3 and 4 in treatments C, B, and A (Morand-Ferron and Giraldeau, 2010). Flocks with the same order of treatment were tested at the same time, in two adjoining aviaries, with two different observers. Interobserver reliability between BG and MBD was estimated from one 195s randomly chosen video recording of a foraging trial that contained 14 behavior patterns. It was estimated at 100% agreement when using a window of ± 1 s. In the first 5 trials of each day, we chose a focal bird at random, with the constraint that each bird had to be observed each day and once in each of the 5 time slots (first trial, second trial, etc) over the course of the experiment. If a focal bird did not participate in its randomly assigned trial, it was recorded as a missing value and the bird was then assigned a 6th trial.

Before each trial, 20, 10 or 5 seeds were placed in 5, 10 or 20 randomly chosen wells, respectively. We placed an opaque white sheet (110cm x 115cm) over the grid to prevent birds from seeing where the seeds were being placed. The cover was left on the grid and its removal, which signaled the beginning of a trial, was achieved from outside the aviary by pulling on strings attached to it. A trial ended when the focal bird stopped eating for at least 2 consecutive minutes or when the focal bird did not forage on the grid within the first 5 min of the trial. After each trial, we cleaned the grid, placed seeds in the wells for the next trial and replaced the cover over the wells. After each morning session, the grid was cleaned and covered, feeders were placed by the perches, and the birds were allowed to eat *ad libitum* for the rest of the day.

The experimenters recorded all data during trials, but trials were also videotaped as a backup. A bird was recorded to have produced when it pecked in a well where no other birds were currently present and to have scrounged when it pecked in a well where other birds were currently present. We used Jwatcher software (0.9 Windows and 1.0

Mac version) to record the number of produced wells and scrounged wells. We calculated the proportion of wells produced by the focal bird in each trial as the number of wells produced divided by the total number of wells visited (produced and scrounged). We calculated a plasticity score by taking the absolute value of the difference between the total proportion of patches produced in treatment C and the total proportion of patches produced in treatment A (i.e. slope of Behavioral Reaction Norm, BRN; Dingemanse *et al.*, 2010 with a categorical environmental gradient).

1.3.4 Statistical analysis

All analyses were conducted using the package *lme4* (Bates *et al.* 2014a) in R (version 0.99.887, R core team 2015). We used generalized linear mixed models (GLMMs) and linear mixed models (LMMs), determined the optimal fixed effect structure using Akaike's information criterion for small sample sizes (AICc; Akaike, 1973), and tested the significance of the random effects using likelihood ratio tests (Pinheiro and Bates, 2000).

To see whether individuals differed in their learning speed we used a GLMM with a binomial distribution. The response variable was the feeder choice with 1 for the rewarded color or 0 for the non-rewarded color. The random effects structure included individual identity and pair (i.e. the two birds tested on the same day), and allowed both intercepts and slopes to differ between individuals. We included trial number (coded as 0 to 29), rewarded color (yellow for 10 birds and pink for 10 birds), the original preference (i.e. color chosen by the bird in the first trial) and their interactions as fixed effects. We used estimates of the individual slopes from the final model as a measure of learning rate for each individual, hereafter referred to as “learning speed”.

To determine if birds differed consistently in their plasticity during the PS game we used a GLMM with a binomial distribution. The response variable was defined as a 2-column matrix with the number of patches found through producing and the number of patches found through scrounging by each focal bird in each trial (298 observations on 20 females). We included the seed distribution treatment, the order of treatment, the trial number coded as -24 to 0 (so that the intercept fell at the end of each treatment, allowing us to look at the other fixed effects after the birds had adjusted to the new treatment) and the interaction between treatment and trial number and between treatment and order of treatment as fixed effects. We included individual identity and flock as random effects, allowing both intercepts and slopes to differ between individuals.

To examine the relationship between individual learning ability and plasticity during the producer scrounger game, we used an LMM with the plasticity scores as the response variable. We included the individual learning speed, the order of treatment and their interaction as fixed effects and flock as a random effect. Since package lme4 does not provide a p-value for analysis with a Gaussian distribution, in this analysis we calculated the 95% Bayesian confidence intervals (i.e. 95% IC) for estimated fixed-effect coefficients in the model with parametric bootstrapping (Bates et al., 2014). We checked for a correlation between individual learning speed and the order of treatment in the PS experiment using a Spearman rank test.

1.4 Results

1.4.1 Learning a color discrimination

Of the 4 models returned by AICc selection (Burnham and Anderson, 2002, Appendix A, Table S1) we present only the most parsimonious (Table 1.1). As expected, the birds significantly increased their likelihood of choosing the correct feeder over the course of the 30 trials (Table 1.1), choosing the correct color about 55% of the time in the 10 first trials compared to about 85% in the last 10 trials (Figure 1.2). Pink-rewarded birds were less likely to choose the pink feeder than yellow-rewarded birds were to choose the yellow feeder (Table 1.1). Furthermore, birds that chose the rewarded color in the first trial were more likely to choose it again than those that chose the wrong color during the first trial (Table 1.1). At the beginning of the experiment, birds did not differ in their probability of choosing the rewarded color (Table 1.1, intercept for random effect of individual) but they differed in the speed with which they improved over the course of the 30 trials (Table 1.1: random effect of slope for individuals across trials). Pair (i.e. the two birds that were tested on the same day), did not explain a significant amount of the variation in feeder choice (Table 1.1: random effect of intercept for pair).

Table 1.1

Final model for the individual learning test (GLMM with a binomial distribution, see statistical analysis section for details). The response variable was the patch choice with 1 for rewarded color choice or 0 for the non-rewarded color choice. We included trial number (coded as 0 to 29), rewarded color, the original preference and their interactions as fixed effects. The interactions were excluded during model selection with AICc. Pair and individual were included as random effects, and we allowed both intercept and slope to vary between individuals, N=20. P values less than 0.05 are in bold.

Fixed effects	Estimate ± Standard Error	Z	P	
Intercept	0.071 ± 0.290	0.245	0.8066	
Trial	0.091 ± 0.017	5.383	<0.001	
Rewarded color (pink)	-0.967 ± 0.306	-3.160	0.0016	
Original preference (rewarded color)	0.836 ± 0.304	2.747	0.0060	
Random effects	Variance	LRT	df	P
Individual (intercept)	1.180e-09	0	1	1
Individual (slope)	1.825e-03	5.810	1	0.0159
Pair (intercept)	4.110e-02	0	1	0.9997

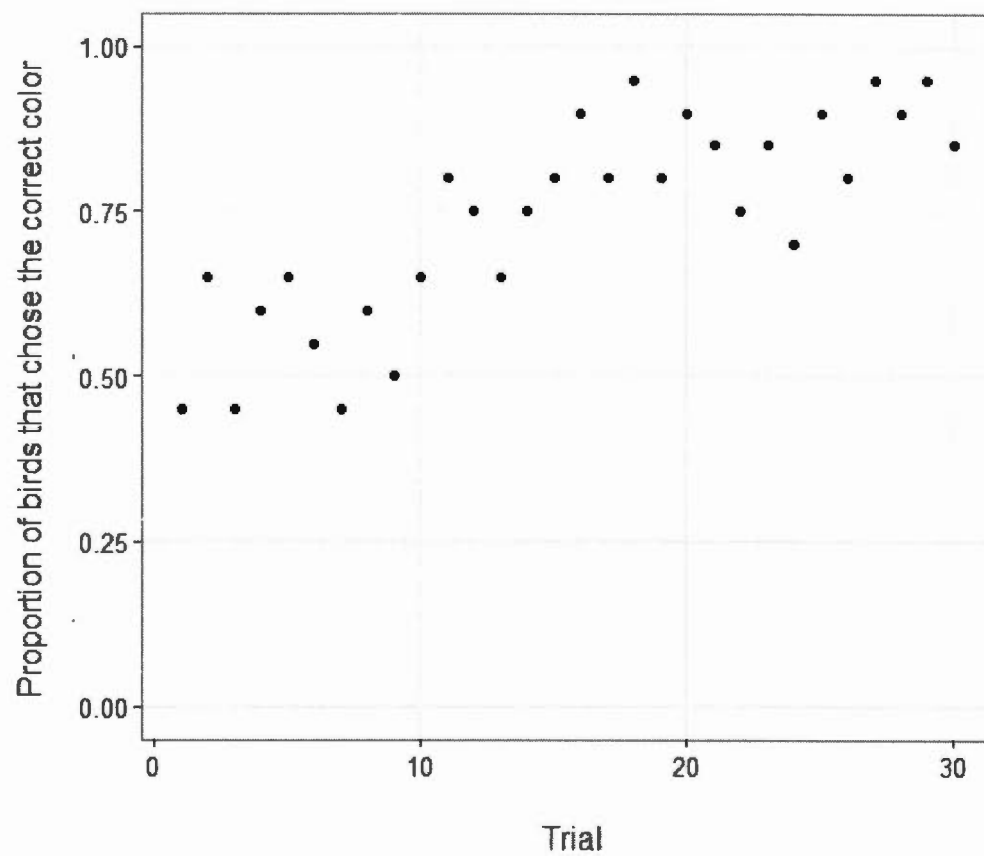


Figure 1.2

Proportion of birds (N=20 females) that chose the correct color in each of the 30 trials during the color discrimination individual learning test.

1.4.2 PS behavior in flocks

The birds significantly increased their use of producing between treatments A-B, B-C and A-C (Table 1.2, Figure 1.3). The effect of trial was stronger in some treatments than others (Table 1.2) and the effect of the order of treatment was stronger between treatments B-C than between A-B, such that birds tested in the order ABC showed a greater difference than those tested in the order CBA (Figure 1.3, Table 1.2). Moreover, birds differed consistently in their use of the producer tactic (Table 1.2, intercept for the random effect for individual). Individual differences in the response to the treatments were borderline non-significant (Table 1.2, slope for the random effect for individual across treatments). Finally, the flocks did not differ significantly in their use of the producer tactic (Table 1.2: random effect for the intercept of flock).

1.4.3 PS plasticity and learning speed

Of the 3 models returned by AICc selection (Appendix B, Table S2), we present only the two most parsimonious, each of which had only one fixed factor, order of treatment or learning speed (Table 1.3). Birds with higher learning speed in the color discrimination test were the least plastic in the PS test and birds that experienced the order ABC were more plastic than birds that experienced the order CBA (Figure 1.4, Table 1.3). Despite the fact that the two tests were independent, and that for the PS tests, birds were randomly assigned to flocks and then flocks were randomly assigned to order of treatment, birds in the ABC order had significantly lower learning speed than those in the CBA order (Mann-Whitney W test: $W=18$, $N_1=N_2=10$, $P < 0.05$). Order of treatment and learning speed are thus highly correlated, and it is therefore difficult to choose one of the two models over the other.

Table 1.2

Final model for the proportion of patches found though producing (GLMM with a binomial distribution, see statistical analysis section for details; 298 observations on 20 females). Flock and individual were included as random effects, and both intercepts and slopes were allowed to vary between individuals. Trial number was coded as -25 to 0 for each treatment. P values less than 0.05 are shown in bold.

Fixed effects	Estimate ± Standard Error	Z	P	
Intercept (Treatment B)	0.178 ± 0.301	0.590	0.5552	
Treatment A (relative to B)	-1.016 ± 0.332	-3.056	0.0022	
Treatment C (relative to B)	0.100 ± 0.294	3.406	0.0007	
Trial	0.036 ± 0.012	2.939	0.0033	
Order of treatment (CBA)	0.269 ± 0.386	0.697	0.4856	
Treatment A x Trial number (relative to B)	-0.043 ± 0.019	-2.270	0.0232	
Treatment C x Trial number (relative to B)	-0.016 ± 0.016	-0.965	0.3348	
Treatment A x Order of treatment (CBA)	0.226 ± 0.336	0.674	0.5002	
Treatment C x Order of treatment (CBA)	-0.695 ± 0.297	-2.344	0.0191	
Treatment C (relative to A) ¹	2.001 ± 0.347	5.774	<0.001	
Random effect	Variance	LRT	df	P
Individual (intercept)	0.595	165.8	1	<0.001
Individual (slope BA and BC)	0.174 / 0.158	6.395	3	0.0939
Flock (intercept)	0	0	1	0.9999

¹ To test difference between responses in treatment A and C, we ran the model again using A as the intercept or reference value.

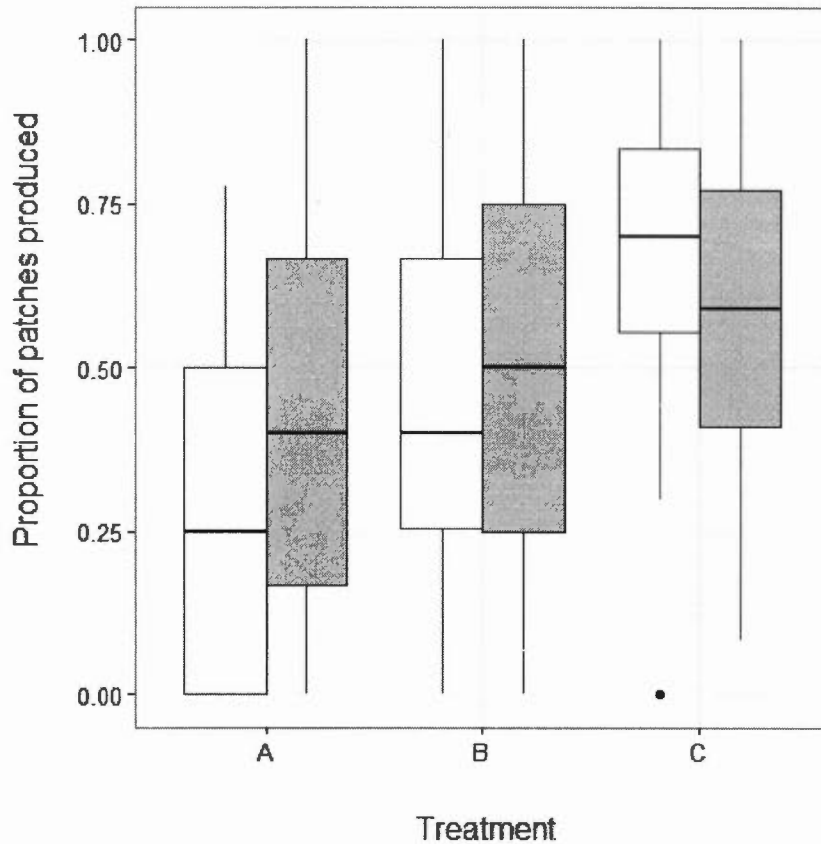


Figure 1.3

Proportion of patches produced in each treatment (A: 20 seeds in 5 wells; B: 10 seeds in 10 wells; C: 5 seeds in 20 wells) for each order of treatment (white boxplots: ABC order, grey boxplots: CBA order), whiskers indicate the 1.5 interquartile range of the data, and boxes the upper quartile, median and lower quartile, N=298 observations with 5 trials per treatment on 20 females (10 in each treatment order) and 2 missing value. The solid dot represents an outlier calculate by default by R with the Turkey's method for the boxplot function.

Table 1.3

Final models (LMMs) with plasticity score (the absolute value of the difference between the proportion of patches produced by an individual in treatment C and the proportion of patches produced by that individual in treatment A) as the response variable and the order of treatment, learning speed and their interaction as fixed effects, and the flock as a random effect. We present the two most parsimonious models (see Appendix B, Table S2), each with only one fixed factor, (a) the order of treatment and (b) the learning speed. Factors with CIs that do not include 0 are considered significant, and are shown in bold.

Final model	Estimate \pm Standard Error	95% C.I.
(a) Intercept	0.381 \pm 0.041	[0.294 ; 0.468]
Order of treatment (CBA)	-0.178 \pm 0.059	[-0.301 ; -0.055]
(b) Intercept	0.286 \pm 0.032	[0.223 ; 0.364]
Learning speed	-2.624 \pm 0.944	[-4.562 ; -0.725]

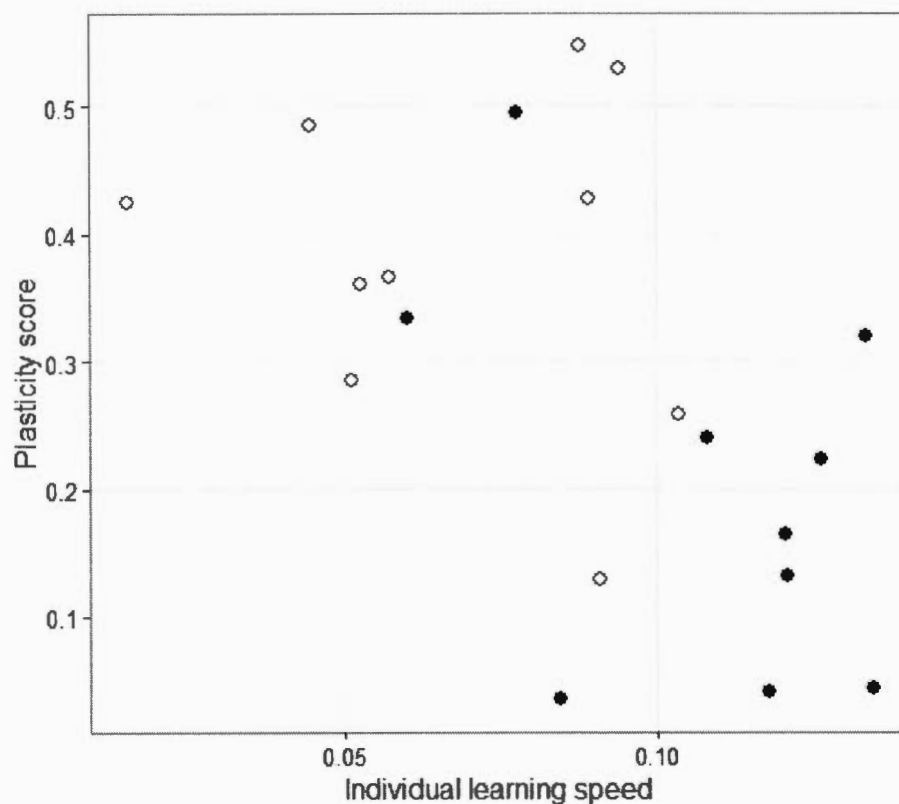


Figure 1.4

Plasticity score (the absolute value of the difference between the proportion of patches produced by an individual in treatment C and the proportion of patches produced by that individual in treatment A) is negatively related to learning speed (the individual slopes from the GLMM on the learning test; Table 1.1) and the order of treatment (solid circles represent birds which experienced the ABC order and open circles represent birds which experienced the CBA order), $N=20$.

1.5 Discussion

Our results demonstrate that behavioral plasticity in the use of producer and scrounger tactics during social foraging is related to an individual's speed of acquiring a color discrimination. However, the relationship is not as simple as we had originally expected. As we anticipate, the birds differed in the speed with which they learned the color discrimination and changed their use of producer in response to changes in seed distribution as expected by the PS game (Belmaker *et al.*, 2012; Giraldeau and Caraco, 2000; Morand-Ferron *et al.*, 2011a, 2011b). Surprisingly, the slowest learners have the greatest plasticity in producing. However, it is noteworthy that plasticity can also be explained by the treatment order. Below, we argue that differences in plasticity are more likely explained by learning ability than by treatment order. Further, we discuss some hypotheses for why the most plastic individuals in the game were those with the lowest learning speed.

Although our sample size makes it difficult to tease apart the influence of treatment order and plasticity, two arguments suggest that variance in plasticity is better explained by learning speed than by treatment order. First, there is no reason to expect a treatment order effect in a PS game and earlier studies either report that none is observed (Koops and Giraldeau, 1996) or, if one was noticed it was in the opposite direction to the one uncovered here (Belmaker *et al.*, 2012). The order of treatment, therefore, is unlikely to be behind the association between learning speed and the plasticity of producer use. Second, we hold that a relationship between learning and plasticity is the more robust effect. For some reason, we find that the birds tested in the order ABC (ABC birds) collectively achieved lower learning speeds than the CBA birds. However, within each of these groups we find evidence for a relationship between learning and plasticity: among the ABC birds, the two slowest learning individuals are the ones that expressed the highest plasticity scores and among the CBA

birds, the two fastest learning individuals are the ones that expressed the lowest plasticity. These observations within each order group are inconsistent with an order of treatment effect. Thus, when looking at those birds for whom the effect of the treatment order and learning speed were least confounded, learning appears to explain plasticity better than the treatment order.

While we expected an association between learning speed and plasticity, we were surprised to find that learning speed was negatively correlated with the plasticity of producer use. One possible explanation for this relationship is that the learning required for both tasks required different cognitive processes. The discrimination task requires the establishment of a single association between a color and a reward while, in a varying PS context, the change in tactic payoffs may be closer to reversal learning, requiring an individual to extinguish a learned association between a tactic and its former payoff and then acquire a new association. Studies of whether reversal learning is correlated with associative learning speed report contradictory results. The speed of reversal learning has been reported as either positively correlated (Raine and Chittka, 2012; Guillette and Hahn, 2015), uncorrelated (Boogert *et al.*, 2010; Gibelli et Dubois, 2016; Isden *et al.*, 2013; Shaw *et al.*, 2015) or negatively correlated (Flaherty, 1985; Gibelli et Dubois, 2016; Griffin *et al.*, 2013) with the speed of associative learning. For instance, Griffin *et al.* (2013) showed that Indian mynas (*Sturnus tristis*) that solved an extractive foraging task and learned more quickly to discriminate between a cue that predicted food and one that did not were slower to change their behavior when the significance of the food cues changed. If Bengalese finches exhibit a similar negative relationship between the ability to learn an association and the ability to reverse it, then we would expect those who learned well in the learning test to have trouble switching between tactics in the PS game, and this could explain why those we concluded to be better associative learners exhibited less plasticity in the reversal learning PS task.

Recent work on differences in the way that individuals acquire and use information (Rowe and Healy, 2014; Trimmer *et al.*, 2008) could also offer another explanation for our results. Some individuals, referred to as fast-inaccurate (Chittka *et al.*, 2009; Ducatez *et al.*, 2014) or proactive (Koolhaas *et al.*, 1999; Cockrem, 2007) because they explore new areas quickly in a superficial way, are good at acquiring new associations, rely more heavily on routines, and are thus less plastic than slow-accurate or reactive individuals (Koolhaas *et al.*, 1999; Coppens *et al.*, 2010; Sih and Del Giudice, 2012, Guenther *et al.*, 2014). Fast-inaccurate proactive individuals are relatively insensitive to external stimuli (Guillette *et al.*, 2011) and do well on simple tasks where they can gain information with quick and superficial exploration, but make mistakes when faced with more difficult learning task (Shettleworth, 2010; Sih and Del Giudice, 2012). In contrast, slow-accurate or reactive individuals pay more attention to external stimuli, and so take longer to learn simple tasks, but are more likely to detect the environmental changes in more complex tasks and are therefore more responsive in complex environments (Sih and Del Giudice, 2012). In our experiment, the difficulty of estimating the value of the alternatives was probably much lower in the associative learning task than estimating the value of alternatives in a PS game, where rewards vary as a function of both environmental fluctuations and the behavior of other individuals in the flock (frequency-dependence). Thus, those birds who learned quickly in our simple associative learning task could have been fast-inaccurate individuals, who then did poorly on the more complex learning task required for plasticity in the PS game while those who learned more slowly in our learning test may have been slow-accurate individuals who were then better able to track the changes in the PS game.

Our results provide experimental evidence that learning speed may be associated with the behavioral plasticity of individuals in a PS game context. However, learning to allocate effort to each foraging tactic may not require the same type of learning as a discrimination task acquired in a simple nonsocial context. It seems that some learning

abilities could favor being responsive in simple nonsocial contexts while others could favor being plastic in more complex social contexts. Future studies should integrate learning abilities on a variety of cognitive tasks, personality traits and environment complexity to understand the origin of individual differences in behavioral plasticity in a game context. For example, Gibelli and Dubois (2016) found that neophobia in zebra finches was related to plasticity in neophobia across social contexts and also to learning ability, but only on a simple learning task, not on a more difficult learning task or on the ability to reverse the more difficult task. In the context of the PS game, associative and reversal learning speed and personality traits relevant to the fast-slow continuum, like exploration and neophobia, could be measured and compared to individual differences in plasticity in the PS game, with the prediction that poor associative learning, good reversal learning, slow exploration and neophobia should be linked with plasticity in the PS game. It would also be interesting to compare plasticity in simpler tasks to that in the PS game.

1.6 Acknowledgments

This work, as well as M.B-D, were financially supported by a Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada discovery grant (number 122815-2008) to L.-A.G. Research was approved by the UQAM Animal Care Committee under protocol no 0315-C1R2-7120316. We grateful to Baptiste Gonella who helped run the experiment and collected some of the behavioral data and to Denis Réale for statistical advice.

APPENDIX A

TABLE S1

Models within 2 units of the model with the lowest AICc for the analysis of individual learning speed. We chose the most parsimonious (Burnham and Anderson, 2002) as the final model, shown in bold.

Most parsimonious models: Fixed effects	AICc
Trial + Treatment + Preference	624.887
Trial + Treatment + Trial*Treatment + Preference	626.799
Trial + Treatment + Preference + Treatment*Preference	626.225
Trial + Treatment + Preference + Trial*Preference	626.639

APPENDIX B

TABLE S2

Models within 2 units of the model with the lowest AICc for analysis on plasticity during the PS game. We chose the most parsimonious (Burnham and Anderson, 2002) as the final models, shown in bold.

Most parsimonious models: Fixed effects	AICc
Order of treatment	-13.06
Learning	-12.26
Order of treatment + Learning	-11.16

CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif de cette étude est de tester si au sein d'un groupe alimentaire, les variations interindividuelles de plasticité comportementale dans le jeu PC sont corrélées avec les variations d'habiletés d'apprentissage individuel. L'étude démontre une relation entre la vitesse d'apprentissage individuel et le degré de plasticité comportementale dans l'utilisation des tactiques producteur-chapardeur (PC). Ainsi nous pouvons suggérer que la rétroaction qui permet aux individus d'ajuster leur investissement dans chaque tactique de ce jeu se fait par l'apprentissage plutôt que l'usage d'une règle conditionnelle simple. Notre étude appuie ainsi les découvertes d'autres études empiriques (Katsnelson *et al.*, 2008 ; Morand-Ferron et Giraldeau, 2010 ; Belmaker *et al.*, 2012). Les différences de plasticité dans le jeu PC pourraient donc être fondées sur les contraintes cognitives des individus. Cependant, contrairement à nos attentes, ce sont les individus les plus lents à apprendre une discrimination de couleur qui sont les plus plastiques à ajuster leur usage de tactiques dans le jeu PC.

Ce résultat étonnant laisse supposer qu'apprendre à allouer un effort à des stratégies alternatives ne requiert pas le même type d'apprentissage qu'une discrimination de couleur acquise dans un contexte asocial. Si dans nos deux expériences l'apprentissage est associatif, dans le jeu PC, l'estimation des valeurs des alternatives est difficile et variable alors que dans le test de discrimination de couleur, l'estimation des gains de chaque couleur est simple et fixe. Les différences de variabilités des gains des alternatives et donc leurs prédictibilités dans ces deux expériences pourraient expliquer ce résultat étonnant.

L'apprentissage impliqué dans le jeu PC, pourrait se rapprocher davantage de l'apprentissage inversé que de l'apprentissage associatif simple, c'est-à-dire celui d'inhiber sans cesse les associations qui ne sont plus pertinentes pour acquérir celles qui le sont. Si c'est le cas dans notre étude, l'apprentissage inversé, négativement corrélé à l'apprentissage associatif simple (Griffin *et al.*, 2013) pourrait être positivement corrélé à la plasticité dans le jeu PC.

La seconde explication potentielle vient des résultats de différentes études de personnalité sur le compromis vitesse-précision où les individus proactifs seraient peu sensibles aux stimuli environnementaux (Guillette *et al.*, 2011), performeraient dans des tâches simples grâce à une exploration rapide et superficielle mais formeraient des routines et seraient peu plastiques quand leur environnement change (Sih et Del Giudice, 2012). Alternativement, les individus réactifs seraient sensibles à leur environnement, lents à apprendre dans des tâches simples mais plus précis et seraient plus plastiques que les autres dans des tâches difficiles (Sih et Del Giudice, 2012). Les individus proactifs pourraient être ceux qui performant mieux dans notre tâche de discrimination de couleur alors que les réactifs seraient les individus plastiques dans le jeu PC.

La dernière explication potentielle de ces différences provient des études sur les stratégies de décision prises par les animaux. Lorsqu'ils sont face à deux (ou plusieurs) alternatives et qu'ils ont une estimation des gains de ces alternatives (i.e. via une règle d'apprentissage), les individus peuvent maximiser (i.e. choisir l'alternative qui a la plus grande valeur) ou « matcher » (i.e. choisir les alternatives proportionnellement à l'estimation de leurs valeurs respectives) leur comportement. Généralement, on considère que les individus essaient de choisir les stratégies comportementales qui vont maximiser leur gain dans un environnement donné (Sakai et Fukai, 2008). Cependant, utiliser le « matching » semble être plus performant quand les informations sont peu

fiables (Sakata et Fukai, 2008) comme dans des tâches complexes telles que le jeu PC alors qu'utiliser la maximisation semble être plus performant dans des tâches simples comme notre test d'apprentissage individuel. Cette interprétation est consistante avec les résultats de la simulation d'Afshar et Giraldeau (2014) qui ont trouvé que dans le jeu PC, une règle d'apprentissage (i.e. LOP) associé au « matching » vérifiait les résultats de presque l'ensemble des études publiées sur le jeu PC. Ainsi, les individus d'un groupe pourraient différer dans la stratégie de prise de décision qu'ils utilisent. Ceux qui utilisent la maximisation performeraient dans des tâches simples lorsque l'environnement est stable, mais seraient mauvais dans des tâches plus complexes et dans un environnement fluctuant comme le jeu PC. Inversement, ceux qui utilisent le « matching » s'ajusteraient dans le jeu PC mais performeraient moins bien dans la tâche de discrimination. En plus d'être consistant avec nos résultats, cette explication est également consistante avec celle du compromis vitesse-précision abordée précédemment.

Notre étude suggère également que les habiletés d'apprentissage d'un individu donné le contraindraient à être plastique dans certaines situations et à être peu plastique dans d'autres. Si c'est le cas, cela pourrait conduire à un pool de compétence de plasticité (« skill pool », Giraldeau, 1984). Les individus exprimeraient de la plasticité dans les contextes où leurs habiletés d'apprentissage leur permettraient de performer et la présence d'individus plastiques pour différents contextes au sein d'un groupe permettrait de maintenir une stabilité dans un environnement fluctuant. Les individus à l'origine de la stabilité comportementale du groupe (ceux qui ajustent leur comportement et font tendre le groupe vers l'équilibre) varieraient donc d'une situation à l'autre. C'est également cohérent avec une étude de Morand-Ferron *et al.* (2011a), qui a montré que les différences de plasticité comportementale étaient consistantes pour un jeu fréquence-dépendant donné (distribution idéale libre et jeu PC) mais qu'elles ne l'étaient plus lorsque la composition du groupe et/ou le jeu était modifié. D'une part,

les habiletés d'apprentissage d'un individu pourraient être relatives à celles des autres membres du groupe. Un bon apprenant dans un groupe pourrait être considéré moins bon dans un autre groupe en présence d'individus meilleurs que lui. Ainsi, son degré de plasticité pourrait dépendre du degré de plasticité des individus qui composent le groupe. D'autre part, pour les raisons potentielles que j'ai proposées précédemment, des jeux différents pourraient impliquer des prédictibilités de gains différentes et ainsi influencer le degré de plasticité d'un individu donné.

Sachant que la prédictibilité des gains des alternatives pourrait influencer le sens de la relation entre la mesure d'apprentissage et la plasticité comportementale relevée dans un autre contexte, le choix du test d'apprentissage paraît déterminant. Notre hypothèse, visant à tester au sein d'un groupe la présence d'apprenants rapides et plastiques et d'apprenants lents et peu plastiques, est réfutée seulement dans le cas où l'habileté d'apprentissage est mesurée par la vitesse à associer une couleur et une récompense. L'utilisation de tests cognitifs individuels plus difficiles pourrait permettre de mesurer le type d'apprentissage qui se rapproche de celui utilisé dans le jeu PC. De plus, il serait intéressant d'identifier les situations dans lesquelles les différentes stratégies décisionnelles sont favorisées et si celles-ci sont liées à des traits de personnalité comme l'exploration, la néophobie et la témérité. Ces études permettraient d'en apprendre davantage sur la dynamique des populations lors d'approvisionnements sociaux et sur l'évolution des différences de plasticité au sein des groupes.

La façon dont la sélection façonne les mécanismes cognitifs des individus dans leur environnement pourrait expliquer la présence de différences individuelles de plasticité comportementale dans d'autres types de contextes que celui de l'approvisionnement social dans le jeu PC, comme par exemple dans celui du choix de partenaire sexuel avec les mâles chanteurs et leurs satellites silencieux. Il paraît donc essentiel d'adopter une approche intégrée en regroupant des domaines comme la cognition, l'étude de la

personnalité et de la plasticité comportementale dans des contextes fréquence-dépendants.

BIBLIOGRAPHIE

- Afshar, M., & Giraldeau, L.-A. (2014). A unified modelling approach for producer-scrounger games in complex ecological conditions. *Animal Behaviour*, 96, 167–176. doi:10.1016/j.anbehav.2014.07.022
- Agrawal, A. a, Laforsch, C., & Tollrian, R. (1999). Transgenerational induction of defences in animals and plants. *Nature*, 401(6748), 60–63. doi:10.1038/43425
- Akaike, H. (1973), Information theory and an extension of the maximum likelihood principle, in: B. N. Petrov and F. Csaki, eds., 2nd International Symposium on Information Theory (Akademia Kiado, Budapest), pp. 267{281.
- Aston-Jones, G., Rajkowski, J., & Cohen, J. (1999). Role of locus coeruleus in attention and behavioral flexibility. *Biological Psychiatry*, 46(9), 1309–1320. doi:10.1016/S0006-3223(99)00140-7
- Barnard, C. J., & Sibly, R. M. (1981). Producers and scroungers: A general model and its application to captive flocks of house sparrows. *Animal Behaviour*, 29(2), 543–550.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Introduction to Statistical Analysis Using R. *R Package Version*, 1(7), 1–23. doi:citeulike-article-id:7112638
- Beauchamp, G. (2000). Learning rules for social foragers: implications for the producer-scrounger game and ideal free distribution theory. *Journal of Theoretical Biology*, 207(1), 21–35. doi:10.1006/jtbi.2000.2153
- Beauchamp, G. (2001). Consistency and flexibility in the scrounging behaviour of zebra finches. *Canadian Journal of Zoology*, 79(3), 540–544. doi:10.1139/cjz-79-3-540
- Belmaker, A., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2012). Learning to choose among social foraging strategies in adult house sparrows (*Passer domesticus*). *Ethology: Formerly Zeitschrift Fur Tierpsychologie*, 118(11), 1111–1121. doi:10.1111/eth.12013

- Benus R, Koolhaas J, van Oortmerssen G. (1987). Individual differences in behavioural reaction to a changing environment in mice and rats. *Behaviour*. 100:105–122.
- Benus R, den Daas S, Koolhaas J, van Oortmerssen G. (1990). Routine formation and flexibility in social and non-social behaviour of aggressive and non-aggressive male mice. *Behaviour*. 112:176–193.
- Biro, P.A., Beckmann, C., Stamps, J.A., (2009). Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish. *Proc. Roy Soc. B*.
- Biegler R, McGregor A, Krebs JR, Healy SD. 2001. A larger hippocampus is associated with longer lasting spatial memory. *Proc Nat Acad Sci (USA)*. 98:6941–6944.
- Bolhuis J.E., Schouten W.G., de Leeuw J.A., Schrama J.W., Wiegant V.M., (2004). Individual coping characteristics, rearing conditions and behavioural flexibility in pigs. *Behav Brain Res*. 152:351–360.
- Boogert, N. J., Monceau, K., & Lefebvre, L. (2010). A field test of behavioural flexibility in Zenaida doves (*Zenaida aurita*). *Behavioural Processes*, 85(2), 135–41. doi:10.1016/j.beproc.2010.06.020
- Burnham, K.P. et Anderson, D.R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*, Springer, New York, p443.
- Bush, R. et Mosteller, F. (1955). *Stochastic Models for Learning*. New York: Wiley.
- Cade, W. (1975). Acoustically orienting parasitoids: fly phonotaxis to cricket song. *Science*, 190(4221), 1312–1313. <http://doi.org/10.1126/science.190.4221.1312>
- Cézilly, F., Danchin. E., Giraldeau, L.A., (2005). Stratégie de recherche en écologie comportementale. IN : Danchin, E., Giraldeau, L.-A., et Cézilly, F., (2005). *Ecologie comportementale*. Dunod Editeur, Paris
- Chittka, L., Skorupski, P., & Raine, N. E. (2009). Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, 24, 400–407. doi:10.1016/j.tree.2009.02.010
- Cockrem, J. F. (2007). Stress, corticosterone responses and avian personalities. *J. Orthinol*. 148, 169–178. doi:10.1007/s10336-007-0175-8

- Cohen, J. D., McClure, S. M., & Yu, A. J. (2007). Should I stay or should I go? How the human brain manages the trade-off between exploitation and exploration. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 362(1481), 933–42. doi:10.1098/rstb.2007.2098
- Coolen, I., Giraldeau, L.-A., & Lavoie, M. (2001). Head position as an indicator of producer and scrounger tactics in a ground-feeding bird. *Animal Behaviour*, 61, 895e903. <http://dx.doi.org/10.1006/anbe.2000.1678>.
- Coppens, C.M., de Boer, S.F., Koolhaas, J.M., (2010). Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. *Philos Trans R Soc B Biol Sci* 365:4021–4028. doi:10.1098/rstb.2010. 0217
- Dall, S. R. X., Houston, A. I., et McNamara, J. M. (2004). The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology Letters*, 7(8), 734–739. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00618.x
- Danchin, E., Cézilly, F., Giraldeau L. A., (2005). Concepts de base en écologie comportementale. IN Danchin, E., Giraldeau, L.-A., et Cézilly, F., (2005). *Ecologie comportementale. Dunod Editeur, Paris*
- Davis, M.D., (1970). Game theory: a nontechnical introduction. *Basic Books*, New York
- Davies, N.B., Krebs, J.R., West, S.A., (2012). An introduction to behavioural ecology. Oxford, 4eme Ed., *Wiley-Blackwell*.
- Dawkin, R., (1976). The Selfish Gene. *Oxford University Press*, Oxford
- Dingemanse, N. J., Kazem, A. J. N., Réale, D., & Wright, J. (2010). Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in Ecology and Evolution*, 25(2), 81–89. doi:10.1016/j.tree.2009.07.013
- Dingemanse, N. J., & Wolf, M. (2013). Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: Causes and consequences. *Animal Behaviour*, 85(5), 1031–1039. doi:10.1016/j.anbehav.2012.12.032
- Dubois, F., Morand-Ferron, J., & Giraldeau, L.-A. (2010). Learning in a game context: strategy choice by some keeps learning from evolving in others. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 067(22), 3609–16. doi:10.1098/rspb.2010.0857

- Ducatez, S., Audet, J. N., & Lefebvre, L. (2014). Problem-solving and learning in Carib grackles: individuals show a consistent speed-accuracy trade-off. *Animal Cognition*, 18(2), 485–496. doi:10.1007/s10071-014-0817-1
- Dunlap, A. S., & Stephens, D. W. (2016). Reliability, uncertainty, and costs in the evolution of animal learning. *Current Opinion in Behavioral Sciences*, 12(December), 73–79. <http://doi.org/10.1016/j.cobeha.2016.09.010>
- Fawcett, T. W., Hamblin, S., & Giraldeau, L.-A. (2012). Exposing the behavioral gambit: the evolution of learning and decision rules. *Behavioral Ecology*, 24(1), 2–11. doi:10.1093/beheco/ars085
- Flaherty, C.F., (1985). Animal learning and cognition. New York: Alfred A Knopf.
- Fragaszy DM, Perry S (2003) Towards a biology of traditions. In: Fragaszy DM, Perry S (eds) The biology of traditions: models and evidence. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp 1–32
- Fudenberg, D. et Levine, D. K. (1998). The Theory of Learning in Games. Cambridge: The MIT Press.
- Gibelli, J., & Dubois, F. (2016). Does personality affect the ability of individuals to track and respond to changing conditions? *Behavioral Ecology*, (November), arw137. doi:10.1093/beheco/arw137
- Gigerenzer G, Todd PM, ABC Research Group (editors). (1999). Simple heuristics that make us smart. New York: Oxford University Press.
- Giraldeau, L.-A. (1984). Group foraging: the skill pool effect and frequency-dependent learning. *American Naturalist*, 124, 72e79
- Giraldeau, L.-A., Soos, C., et Beauchamp, G. (1994). A test of the producer-scrouter foraging game in captive flocks of spice finches, *Lonchura punctulata*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 34(4), 251–256. doi:10.1007/BF00183475
- Giraldeau, L.-A., & Beauchamp, G. (1999). Food exploitation: searching for the optimal joining policy. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(3), 102–106. doi:10.1016/S0169-5347(98)01542-0
- Giraldeau, L.-A., Caraco, T., (2000). Social foraging theory. Princeton (NJ): Princeton University Press.

- Giraldeau, L.-A., (2005). Approvisionnement social. IN: Danchin, E., Giraldeau, L.-A., et Cézilly, F., (2005). *Ecologie comportementale*. Dunod Editeur, Paris
- Giraldeau, L. A., & Dubois, F. (2008). Chapter 2 Social Foraging and the Study of Exploitative Behavior. *Advances in the Study of Behavior*, 38(08), 59–104. doi:10.1016/S0065-3454(08)00002-8
- Gomulkiewicz, R., and M. Kirkpatrick. 1992. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution* 46:390–411. doi:10.2307/2409860.
- Griffin, A. S., Guez, D., Lermite, F., & Patience, M. (2013). Tracking changing environments: Innovators are fast, but not flexible learners. *PLoS ONE*, 8(12). doi:10.1371/journal.pone.0084907
- Guenther, A., Brust, V., Dersen, M., & Trillmich, F. (2014). Learning and personality types are related in caviés (*Cavia aperea*). *Journal of Comparative Psychology (Washington, D.C.: 1983)*, 128(1), 74–81. doi:10.1037/a0033678
- Guillette, L. M., Reddon, A. R., Hoeschele, M., & Sturdy, C. B. (2011). Sometimes slower is better: slow-exploring birds are more sensitive to changes in a vocal discrimination task. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278(1706), 767–73. doi:10.1098/rspb.2010.1669
- Guillette, L. M., Hahn, A. H., Hoeschele, M., Przyslupski, A. M., & Sturdy, C. B. (2015). Individual differences in learning speed, performance accuracy and exploratory behaviour in black-capped chickadees. *Animal Cognition*, 18(1), 165–178. doi:10.1007/s10071-014-0787-3
- Harley, C. B. (1981). Learning the evolutionarily stable strategy. *J. theor. Biol.* 89, 611–633
- Houston, A. I. et Sumida, B. (1987). Learning rules, matching and frequency dependence. *J. theor. Biol.* 126, 289–308.
- Hutchinson, J. M. C., & Gigerenzer, G. (2005). Simple heuristics and rules of thumb: Where psychologists and behavioural biologists might meet. *Behavioural Processes*, 69(2), 97–124. doi:10.1016/j.beproc.2005.02.019
- Isden, J., Panayi, C., Dingle, C., & Madden, J. (2013). Performance in cognitive and problem-solving tasks in male spotted bowerbirds does not correlate with mating success. *Animal Behaviour*, 86(4), 829–838. doi:10.1016/j.anbehav.2013.07.024

- Janetos, A. C., & Cole, B. J. (1981). Imperfectly optimal animals. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 9(9), 203e209.
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M.W. & Lotem, A. (2008). Early experience affects producer–scrounger foraging tendencies in the house sparrow. *Anim. Behav.* 75, 1465–1472. (doi:10.1016/j.anbehav.2007.09.020)
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2010). Individual-learning ability predicts social-foraging strategy in house sparrows. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278(1705), 582–589. doi:10.1098/rspb.2010.1151
- Katsnelson, E., Motro, U., Feldman, M. W., & Lotem, A. (2011). Evolution of learned strategy choice in a frequency-dependent game. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 279(1731), 1176–84. <http://doi.org/10.1098/rspb.2011.1734>
- Keasar, T., Rashkovich, E., Cohen, D., & Shmida, A. (2002). Bees in two-armed bandit situations: foraging choices and possible decision mechanisms. *Behavioral Ecology*, 13(6), 757–765.
- Komischke, B., Giurfa, M., Lachnit, H., & Malun, D. (2002). Successive Olfactory Reversal Learning in Honeybees. *Learning & Memory*, 9(3), 122–129. doi:10.1101/lm.44602
- Kontiainen, P., Pietiainen, H., Huttunen, K., Karell, P., Kolunen, H. & Brommer, J. E. 2009 Aggressive Ural owl mothers recruit more offspring. *Behav. Ecol.* 20, 789–796. (doi:10.1093/beheco/arp062)
- Koolhaas, J.M., Korte, S.M., De Boer, S.F., Van Der Vegt, B.J., Van Reenen, C.G., Hopster, H., De Jong, I.C., Ruis, M.A.W. & Blokhuis, H.J. (1999). Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neurosc. Biobehav. Rev.* 23: 925- 935.
- Koolhaas, J.M., De Boer, S. F., Buwalda, B. & Van Reenen, K. (2007). Individual variation in coping with stress: A multidimensional approach of ultimate and proximate mechanisms. *Brain Behavior and Evolution* 70, 218–226
- Koops, M. A., & Giraldeau, L.-A. (1996). Producer-scrounger foraging games in starlings: a test of rate-maximizing and risk-sensitive models. *Animal Behaviour*, 51, 773e783.

- Krebs JR, Sherry DF, Healy SD, Perry VH, Vaccarino A.L. 1989. Hippocampal specialization of food-storing birds. *Proc Natl Acad Sci USA*. 86:1388–1392
- LaRowe, S. D., Patrick, C. J., Curtin, J. J., & Kline, J. P. (2006). Personality correlates of startle habituation. *Biological Psychology*, 72(3), 257–264. doi:10.1016/j.biopsycho.2005.11.008
- Lefebvre, L., & Sol, D. (2008). Brains, lifestyles and cognition: Are there general trends? *Brain, Behavior and Evolution*, 72, 135–144. doi:10.1159/000151473
- Lendvai, A. Z., Barta, Z., & Liker, A. (2004). The effect of energy reserves on social foraging: hungry sparrows scrounge more. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 271, 2467e2472. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2004.2887>.
- Mathot, K. J., Van den Hout, P. J., Piersma, T., Kempenaers, B., Réale, D., & Dingemanse, N. J. (2011). Disentangling the roles of frequency-vs. state-dependence in generating individual differences in behavioural plasticity. *Ecology Letters*, 14(12), 1254–1262. doi:10.1111/j.1461-0248.2011.01698.x
- Matzel, L. D., Han, Y. R., Grossman, H., Karnik, M. S., Patel, D., Scott, N., Gandhi, C. C. (2003). Individual differences in the expression of a “general” learning ability in mice. *The Journal of Neuroscience: The Official Journal of the Society for Neuroscience*, 23(16), 6423–33.
- Maynard Smith, J. (1982). *Evolution and the theory of games* (1st ed.). Cambridge, U.K.: Cambridge University Press.
- Maynard Smith, J. and Price, G.R.: 1973, ‘The logic of animal conflict’, *Nature* 246, 15–18. Orzack, S.H. and Sober, E.: 1994, ‘Optimality models and the test of adaptationism’, *American Naturalist* 143(3), 361–380.
- McNamara JM, Houston AI. 2009. Integrating function and mechanism. *Trends Ecol Evol*. 24:670–675.
- Mench, J. (1998). Why It Is Important to Understand Animal Behavior. *ILAR Journal / National Research Council, Institute of Laboratory Animal Resources*, 39(1), 20–26. doi:10.1093/ilar.39.1.20
- Morand-Ferron, J., & Giraldeau, L.-A. (2010). Learning behaviorally stable solutions to producer-scrounger games. *Behavioral Ecology*, 21(2), 343–348. doi:10.1093/beheco/arp195

- Morand-Ferron, J., Varennes, E., & Giraldeau, L.-A. (2011a). Individual differences in plasticity and sampling when playing behavioural games. *Proceedings. Biological Sciences / The Royal Society*, 278(1709), 1223–30. doi:10.1098/rspb.2010.1769
- Morand-Ferron, J., Wu, G.-M., & Giraldeau, L.-A. (2011b). Persistent individual differences in tactic use in a producer–scrounger game are group dependent. *Animal Behaviour*, 82(4), 811–816. doi:10.1016/j.anbehav.2011.07.014
- Mottley, K., & Giraldeau, L. (2000). Experimental evidence that group foragers can converge on predicted producer-scrounger equilibria. *Animal Behaviour*, 60(3), 341–350. doi:10.1006/anbe.2000.1474
- Natarajan, D. et al. (2009) Delineation of violence from functional aggression in mice: an ethological approach. *Behav. Gen.* 39, 73–90
- Niemelä, P.T., Vainikka A., Forsman J.T., Loukola, O.J. & Kortet, R., (2013). How does variation in the environment and individual cognition explain the existence of consistent behavioral differences? *Ecol Evol* 3:457–464. doi:10.1002/ece3.451
- Parker, G.A. (1984). Evolutionarily stable strategies. In J.R. Krebs and N.B. Davies, eds., *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, 3–61. 2nd ed. Dunderland, Mass.: Sinauer Associates.
- Pinheiro, J. & Bates, D. (2000). *Mixed Effects Models in S and S-Plus*. Springer-Verlag, New York.
- Quinn, J.L. and Cresswell, W. (2005). Chaffinch *Fringilla coelebs* personalities: correlations between activity level, apparent stress and anti-predation behaviour. *Behaviour* 142, 1383–1408
- Raine, N. E., & Chittka, L. (2012). No Trade-Off between Learning Speed and Associative Flexibility in Bumblebees: A Reversal Learning Test with Multiple Colonies. *PLoS ONE*, 7(9). doi:10.1371/journal.pone.0045096
- R Core Team (2015). R package version 0.99.887: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna. Austria.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P. T. & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82, 291–318.

- Rowe, C., & Healy, S. D. (2014). Measuring variation in cognition. *Behavioral Ecology*, 00, 1–6. doi:10.1093/beheco/aru090
- Richerson, P. J., and R. Boyd. 2000. Climate, culture, and the evolution of cognition. Pp. 329–346 in C. Heyes and L. Huber, eds. *Evolution of cognition*. The MIT press, Cambridge, Massachusetts.
- Rowe, C., & Healy, S. D. (2014). Measuring variation in cognition. *Behavioral Ecology*, 00, 1–6. doi:10.1093/beheco/aru090
- Sakai, Y., et Fukai, T. (2008). When does reward maximization lead to matching law? *PLoS ONE*, 3(11), 1–7. <http://doi.org/10.1371/journal.pone.0003795>
- Shaw, R. C., Boogert, N. J., Clayton, N. S., & Burns, K. C. (2015). Wild psychometrics: evidence for “general” cognitive performance in wild New Zealand robins, *Petroica longipes*. *Animal Behaviour*, 109, 101–111. doi:10.1016/j.anbehav.2015.08.001
- Shettleworth, S.J., 1998. *Cognition, Evolution and Behavior*. New York, *Oxford University Press*.
- Shettleworth, S. J. (2001). Animal cognition and animal behaviour. *Animal Behaviour*, 61, 277–286. doi:10.1006/anbe.2000.1606
- Shettleworth SJ. (2010). *Cognition, evolution, and behavior*. New York, *Oxford University Press*.
- Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(7), 372–378. doi:10.1016/j.tree.2004.04.009
- Sih A, Del Giudice M. (2012). Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*. 367:2762–2772.
- Snell-Rood, E. C. (2013). An overview of the evolutionary causes and consequences of behavioural plasticity. *Animal Behaviour*, 85(5), 1004–1011. doi:10.1016/j.anbehav.2012.12.031
- Sockman, K. W. (2007). Neural orchestration of mate-choice plasticity in songbirds. *Journal of Ornithology*, 148(SUPPL. 2), 225–230. doi:10.1007/s10336-007-0151-3

- Sol, D., Duncan, R. P., Blackburn, T. M., Cassey, P., & Lefebvre, L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15), 5460–5. doi:10.1073/pnas.0408145102
- Stamps, J., & Groothuis, T. G. G. (2010). The development of animal personality: Relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews*, 85(2), 301–325. doi:10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x
- Stamps, J. A. (2016). Individual differences in behavioural plasticities. *Biological Reviews*, 91(2), 534–567. <http://doi.org/10.1111/brv.12186>
- Stephens, D.W, Brown, J.S., Ydenberg, R.C., (2007). Foraging behavior and ecology. Chicago and London. *The University of Chicago Press*.
- Sutherland, W. J. (1998). The importance of behavioural studies in conservation biology. *Animal Behaviour*, (56), 801–809. doi:10.1111/j.1474-919X.1995.tb08439.x
- Tervo, D. G. R., Proskurin, M., Manakov, M., Kabra, M., Vollmer, A., Branson, K., & Karpova, A. Y. (2014). Behavioral Variability through Stochastic Choice and Its Gating by Anterior Cingulate Cortex. *Cell*, 159(1), 21–32. doi:10.1016/j.cell.2014.08.037
- Thorndike, E. L. (1927). The law of effect. *The American Journal of Psychology*, 39(1), 212–222.
- Trimmer, P.C., Houston, A.I., Marshall, J.A.R., Bogacz, R., Paul, E.S., Mendl, M.T., McNamara, J.M. (2008). Mammalian choices: combining fast-but-inaccurate and slow-but-accurate decision-making systems. *Proc. R. Soc. B: Biol. Sci.* 275, 2353–2361.
- Verbeek, M.E.M., Drent, P.J., Wiepkema, P.R., (1994). Consistent individual differences in early exploratory behaviour of male great tits. *Anim Behav.* 48:1113–1121.
- Vickery, W. L., Giraldeau, L., Templeton, J. J., Kramer, D. L., & Chapman, C. A. (1991). Producers, Scroungers, and Group Foraging. *The American Naturalist*, 137(6), 847–863.
- Von Neumann, J., Morgenstern, O., (1953). Theory of games and economic behavior, *Princeton University Press*, Princeton.

- West-Eberhard, M. J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. New York: Oxford University Press.
- Wolf, M., van Doorn, G. S., & Weissing, F. J. (2008). Evolutionary emergence of responsive and unresponsive personalities. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 105(41), 15825–30.
doi:10.1073/pnas.0805473105
- Wolf, M. & Weissing, F.J. (2010). An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 365, 3959– 3968.